

**GEONEMIE DES
PSELAPHIDES DE L'AFRIQUE INTERTROPICALE**

par le D^r René JEANNEL

SOMMAIRE

Paléogéographie (p. 3).

Les lignées africano-brésiliennes (p. 7). — Les lignées gondwaniennes orientales (p. 14). — Les lignées africaines (p. 28). — Les lignées d'origine australe (p. 30).

La faune forestière (p. 33). — Le peuplement des hautes montagnes (p. 37). — L'évolution souterraine (p. 41) — La xénophilie (p. 42) — Conclusions générales (p. 47).

J'ai maintes fois insisté sur la méthode qu'il convient d'appliquer dans toute étude biogéographique. L'inventaire des espèces d'une faune donnée ne peut apporter d'informations utiles que lorsque ces espèces ont été sérieusement revisées, lorsqu'une étude taxonomique approfondie en a mis en relief la phylogénie. Le principal souci du systématique n'est pas tant de faire connaître des espèces nouvelles que de rattacher entre elles celles qui sont proches parentes et descendent par conséquent d'une souche commune. Ainsi sont mises en évidence des « lignées homogènes », et ces lignées sont les véritables unités biogéographiques. Leurs distributions actuelles rendent nécessaires des reconstructions paléogéographiques et il est possible d'envisager non seulement leur origine, mais aussi leur âge et les voies qu'elles ont suivies dans leurs migrations.

C'est dans cet esprit que j'ai entrepris des recherches sur les Pselaphides de l'Afrique chaude, parallèlement à celles que j'ai poursuivies sur ceux de la France (1950).

Après avoir révisé, dans un premier mémoire sur les Pselaphides de l'Afrique orientale (1949), les espèces décrites par A. RAFFRAY de l'Abyssinie, du Kenya, du Tanganyika et de la Rhodésie, espèces auxquelles se sont ajoutées celles que j'ai recueillies moi-même avec Ch. ALLUAUD (1911-12) et avec P.-A. CHAPPUIS (mission de l'Omo, 1932-33), j'ai pu successivement entreprendre l'étude des Pselaphides de la Côte d'Ivoire récoltés par R. PAULIAN et Cl. DELAMARE dans la Réserve du Banco (1949), celle des Pselaphides du Congo Belge, accumulés en nombre immense dans les collections du



Musée de Tervuren (1950), enfin celle des Psélaphides recueillis par M. de BARROS MACHADO dans l'Angola (1951). A cela se sont ajoutées enfin, plus récemment, les récoltes faites par M. Hugh SCOTT et ses collaborateurs, d'une part sur les hauts sommets méridionaux de l'Abyssinie, d'autre part dans le sud de l'Arabie (1).

Tout ce matériel, très considérable, m'a fourni près de 500 espèces, la plupart nouvelles, dans quelque 130 genres. Ce nombre ne représente certainement pas encore, de beaucoup, la totalité des espèces vivantes. Il suffit toutefois pour se faire une idée assez précise du peuplement par les Psélaphides de ce que j'appelle ici l'Afrique intertropicale, c'est-à-dire l'ensemble des contrées, au sud du Sahara, qui s'étendent à la fois dans la zone équatoriale et ses deux bordures tropicales.

Si l'on veut bien considérer qu'avant mes recherches on ne connaissait absolument aucune espèce de Psélaphide des immenses territoires du Congo Belge et de l'Angola, on mesurera davantage l'intérêt que peuvent présenter des études systématiques, lorsqu'elles font connaître un groupe particulièrement instructif du point de vue biogéographique.

Les Psélaphides sont de petits carnassiers qui vivent à terre, généralement dans l'humus. Si la plupart sont capables de voler, ils n'ont certainement pas un grand pouvoir de dispersion, et leurs localisations géographiques sont presque toujours très restreintes. D'autre part, beaucoup se sont réfugiés dans les termitières ou les fourmilières, et certains subissent l'évolution souterraine qui leur fait coloniser le domaine entogé et parfois les cavernes. Toutes ces particularités biologiques soulignent l'importance que les lignées des Psélaphides peuvent avoir pour une étude du peuplement du continent africain.

Le but de ce travail sera donc de mettre en œuvre nos connaissances récemment acquises sur les lignées des Psélaphides de l'Afrique intertropicale. Les faits biogéographiques qui en découleront permettront certainement d'éclairer l'histoire de nombreux autres groupes zoologiques ou botaniques peuplant les mêmes régions. Mais avant d'entrer dans le vif de notre sujet, il ne sera certainement pas inutile de résumer brièvement ce que nous savons aujourd'hui sur la paléogéographie de l'Afrique.

- (1) 1949. Les Psélaphides de l'Afrique orientale. (*Mém. Mus. nat. Hist. nat.*, XXIX, p. 1-226, 103 fig.).
 1949. Psélaphides de la Côte d'Ivoire, recueillis par MM. R. Paulian et Cl. Delamare Deboutteville. (*Rev. fr. d'Ent.*, XVI, p. 99-127, 35 fig.).
 1950. Coléoptères Psélaphides (*Faune de France*, 53, 421 p., 169 fig.).
 1950. Faune du Congo Belge et du Ruanda, II. Pselaphidae (*Ann. Mus. Congo Belge, sér. in-8°, Zool.*, II, 276 p., 121 fig.).
 1951. Psélaphides recueillis par M. A. de Barros Machado dans l'Angola. (*Publicações culturais, Muséum de Dundo*) (sous presse).
 1951. Pselaphidae, in Entomological Expedition to Abyssinia. (*Ann. Mag. Nat. Hist.*) (en préparation).
 1951. Pselaphidae, in Expedition to south west Arabia. (*Brit. Mus., Nat. Hist.*) (en préparation).

PALEOGEOGRAPHIE

L'Afrique est un fragment de l'ancienne Gondwanie. Elle n'a trouvé sa configuration géographique actuelle qu'à la fin de l'ère Secondaire.

Pendant le Jurassique et le Crétacé, l'Afrique formait la partie centrale d'un vaste continent que j'ai appelé l'« Inabrésie », premier fragment de la Gondwanie, étendu depuis le massif Brésilien jusqu'à l'Indo-Malaisie ; son isolement de la Paléantarctide (Amérique australe, Antarctide et Australie) s'est produit au Jurassique inférieur. Ce fait explique d'une part que la faune actuelle soit formée par la descendance de nombreuses lignées dont les souches primitives ont eu une répartition « inhabrésienne », et d'autre part, que l'Afrique australe ait conservé quelques lignées d'origine paléantarctique, mais celles-ci très peu nombreuses en raison de leur grande ancienneté.

La fragmentation de l'Inabrésie date de la fin du Crétacé. C'est alors que l'ébauche de l'océan Atlantique sud isole l'Afrique du massif Brésilien,



Fig. 1. — Les continents du Montien (rassemblement des socles d'après KÖPPEN et WEGENER)

produisant la scission des nombreuses lignées crétacées dites « africano-brésiliennes ». Au Montien, c'est-à-dire pendant la longue période géocra- tique qui s'étend entre la fin du Crétacé et le début du Tertiaire, Madagascar se sépare de l'Afrique australe et celle-ci restera, sans doute pendant tout le Nummulitique, prolongée vers le sud par des terres subantarctiques auxquelles l'Archipel des Crozet a été rattaché. Pendant cette même période du Montien, l'Afrique orientale se prolongeait, sans discontinuité, par l'Arabie, jusque dans l'Indo-Malaisie et on sait qu'une jonction continentale à travers la Méditerranée orientale, sans doute par l'Arabie et l'Egée méridionale,

a livré passage vers l'hémisphère nord à de nombreuses lignées « gondwaniennes orientales ».

Ces lignées gondwaniennes orientales, qui forment la majeure partie de la faune africaine actuelle, sont celles qui s'étaient individualisées pendant le Secondaire sur la partie orientale de l'Inabresie, c'est-à-dire sur le massif indo-malais uni à l'Afrique et à Madagascar. Leur répartition dans la faune actuelle permet de dater leur ancienneté. Certaines, — et ce sont les plus anciennes, — peuplent aussi toute l'Australie, la Tasmanie et parfois la Nouvelle-Zélande. Elles se sont donc répandues sur le continent australien avant que celui-ci se soit séparé du bloc malais, avant le Jurassique supérieur. Je les ai appelées « préjurassiques ». D'autres lignées gondwaniennes orientales se sont individualisées bien plus tard, au Crétacé ou pendant le Tertiaire. Ces lignées « postjurassiques » font défaut sur le continent australien ou bien ne s'y trouvent que dans la Nouvelle-Guinée ou le Queensland, qu'elles ont pu atteindre au Pliocène, lorsque des connexions continentales tardives se sont rétablies entre l'archipel malais et le bloc australien.

Pendant la durée du Tertiaire, le continent africain n'a plus subi de grandes modifications. Les terres subantarctiques se sont effondrées sous l'océan à une époque indéterminée, ne laissant comme résidus que les îles Crozet. Au Pontien, une jonction précaire avec Madagascar semble s'être rétablie par les Comores. Enlin le Miocène et le Pliocène ont été témoins des grandes cassures qui ont affecté l'Afrique orientale et ont déterminé la surrection des grands volcans et surtout des chaînes méridiennes bordant les « graben », le long desquelles des lignées paléarctiques et des lignées australes ont pu se propager jusque dans la zone équatoriale. Et la barrière de la mer Rouge, constituée par un de ces graben envahi par les eaux océaniques, date elle aussi de la fin du Tertiaire ou même du Quaternaire.

Comme on le voit, par ce rapide exposé de la paléogéographie africaine, certains faits permettent de dater avec quelque précision l'ancienneté des lignées peuplant l'Afrique.

L'origine des lignées australes venues de la Paléantarctide remonte au Jurassique inférieur, c'est-à-dire à quelque 150 millions d'années.

Les lignées gondwaniennes orientales préjurassiques se sont dispersées avant le Jurassique supérieur, il y a 100 millions d'années, et la scission des lignées africano-brésiliennes s'est produite au Crétacé supérieur, 60 millions d'années avant l'époque actuelle.

Le Montien, pendant lequel Madagascar s'est isolé et d'autre part où se plaient les migrations transméditerranéennes des lignées gondwaniennes orientales, a duré sans doute pendant 5 à 10 millions d'années avant le début du Tertiaire qui se place à 50 millions d'années avant nos jours. On verra que certaines lignées de Psélaphides africains (*Bryarís*, *Pselaphas*, *Tmesiphorus*, *Tyrus*) sont représentées dans l'ambre de la Baltique dont le dépôt date de 30 millions d'années environ. Et le peuplement des monta-

gnes de l'Afrique orientale par des lignées paléarctiques ou australes ne peut remonter guère au delà de quelque 10 millions d'années.

L'évolution du climat de l'Afrique pendant le Tertiaire et le Quaternaire apporte un élément qu'il convient de connaître pour expliquer la distribution géographique actuelle des lignées. Personne ne peut douter raisonnablement aujourd'hui qu'il y ait eu de tous temps sur la terre des zones climatiques, réparties selon les latitudes comme il nos jours. Les travaux des paléoclimatologistes modernes, et particulièrement ceux de W. KÖPPEN, ont établi qu'il y a eu de tous temps une zone équatoriale chaude et humide, avec, dans chaque hémisphère, une zone de hautes pressions, chaude et sèche (steppique), une zone de basses pressions, tempérée, et une zone subpolaire et polaire. S'il y a eu peut-être des périodes géologiques à réchauffement ou refroidissement généralisés, dépendant de causes astronomiques, tous les faits paléobotaniques concourent pour établir la réalité de zones climatiques par rapport à l'équateur et aux pôles. Mais ces zones se sont déplacées au cours des temps géologiques, en liaison avec les déplacements des pôles. Il n'y a pas lieu de revenir ici sur la démonstration de ces déplacements. Rappelons seulement l'évolution de la flore fossile du Spitzberg et de celle, antagoniste, de l'Afrique australe, située à une distance de 90° de latitude. Cette évolution fait la preuve que la zone équatoriale, qui englobait le Spitzberg au Carbonifère, s'est peu à peu déplacée vers sa position actuelle pendant le Secondaire et le Tertiaire.

Au Crétacé et pendant la première moitié du Tertiaire, la zone équatoriale chaude et humide occupait l'emplacement du Sahara. La région méditerranéenne était tropicale et toute l'Afrique située au sud du Sahara, c'est-à-dire l'Afrique occidentale et équatoriale française, le Congo Belge et le nord de l'Afrique orientale se trouvaient dans la zone des hautes pressions, à climat steppique. Plus au sud, régnait un climat tempéré et même un climat subpolaire dans la partie la plus méridionale de l'Afrique australe prolongée dans l'océan antarctique jusqu'aux Crozet.

Ainsi, l'Afrique intertropicale actuelle, dont nous avons entrepris d'étudier ici le peuplement en Psélaphides, se trouvait sous un régime steppique, chaud et sec, pendant le Crétacé et la première moitié du Tertiaire. Ce régime a duré jusqu'au Miocène, à la fin duquel le climat est devenu celui, chaud et humide, de la zone équatoriale actuelle. On sait aujourd'hui que la grande forêt africaine ne s'est constituée qu'au Pliocène. Les affinités étroites que les espèces végétales forestières de la grande forêt du Congo présentent avec celles de la Malaisie ont établi que le régime forestier équatorial s'est propagé en continuité depuis la Malaisie, à travers l'Inde, l'Arabie et l'Afrique, jusque dans la Côte d'Ivoire, et que la forêt congolaise actuelle n'est qu'un résidu de celle, bien plus étendue, qui a dû primitivement exister. Aujourd'hui détruite par l'évolution du climat dans l'Inde, l'Arabie, l'Afrique orientale, elle a conservé quelques

restes dans les galeries forestières de l'est et du sud du Congo Belge, ainsi que dans celles de l'Angola.

Cette extension pliocène de la forêt équatoriale africaine a chassé les espèces steppiques qui existaient auparavant. On verra qu'elle a été accompagnée d'autre part par la venue de Psélaphides forestiers d'origine malaise qui donnent à la faune congolaise un caractère très particulier.

Pendant la fin du Pliocène et le Quaternaire, on sait que les hautes montagnes de l'Afrique orientale ont subi l'influence d'une période glaciaire qui a fait descendre les glaciers à des altitudes très basses (JEANNEL, *Hautes Montagnes d'Afrique*, 1950, p. 189). Cette période très humide a permis le peuplement des montagnes par des lignées venues de la région paléarctique ou de l'Afrique australe. Elle a dû aussi déterminer une extension plus grande de la forêt congolaise vers le sud. Mais l'aridité du climat postglaciaire a fait reculer la grande forêt dans ses limites actuelles, en même temps que des déserts s'établissaient à la fois dans l'Arabie, le sud de l'Éthiopie, le Soudan et toute la région saharienne.

À l'époque actuelle, le grand désert du Sahara établit une séparation totale entre la faune des Psélaphides tropicaux et celle de la région paléarctique. Il est bien probable qu'avant son assèchement, le Sahara devait être une aire de mélanges, où les lignées méditerranéennes se mêlaient aux lignées tropicales. Il ne subsiste plus aujourd'hui que bien peu de lignées tropicales dans l'Afrique du Nord, témoins d'une extension ancienne très vaste sur la région saharienne.

Pour terminer cet exposé préliminaire, il est bon de préciser la répartition des domaines forestier et steppique dans l'Afrique intertropicale actuelle.

La grande forêt équatoriale, chaude et très humide, forme un vaste bloc dense qui couvre le Gabon et le Congo Belge, mais dans ce dernier seulement les provinces de Léopoldville et de l'Équateur, ainsi que l'ouest de la Province orientale. Cette grande forêt se prolonge encore vers l'ouest, dans le Cameroun, le Gold Coast et la Côte d'Ivoire, mais ici interrompue par de vastes étendues de savanes.

À la périphérie du bloc forestier dense, dans le nord, l'est et le sud du Congo Belge, ainsi que dans une grande partie de l'Angola, s'étendent des savanes entrecoupées de galeries forestières le long des cours d'eau. Ces galeries forestières sont pour la plupart des résidus de la grande extension de la forêt dense du Pliocène. Elles ont donc souvent conservé des reliques de la faune forestière. Mais celles-ci y sont mêlées aux formes steppiques qui trouvent dans les forêts-galeries des biotopes particulièrement favorables.

Toute l'Afrique orientale enfin est soumise au régime steppique. Si la grande forêt équatoriale en a couvert les parties septentrionales au Pliocène, l'assèchement du climat et le régime subdésertique qui s'est installé à l'époque actuelle sur les territoires du Turkana, de l'Éthiopie méridio-

nale et de l'Arabie, ont détruit tout reste de la grande forêt. Depuis l'Abysinie jusqu'à la Rhodésie, toute l'Afrique orientale est steppique. Mais les hautes montagnes entretiennent, au-dessus de 2.200 m., des ceintures de forêts froides, dont le peuplement résulte en majeure partie d'une colonisation récente par les lignées steppiques environnantes.

LES LIGNÉES AFRICANO-BRÉSILIENNES

Pendant l'ère Secondaire, des Psélaphides ont peuplé toute l'Inabrsie. Sur cet immense continent ancien, des centres d'évolution se sont constitués en différents endroits; l'un d'eux, à l'est, a été le centre d'origine des lignées gondwaniennes orientales, et un autre, à l'ouest, formé par le massif Brésilien uni à l'Afrique dans le golfe de Guinée, a été peuplé par les souches des lignées africano-brésiliennes. L'ouverture de l'océan Atlantique sud, qui s'est produite au Crétacé supérieur, a scindé en deux ces lignées africano-brésiliennes.

Relativement peu nombreuses, les lignées africano-brésiliennes des Psélaphides datent donc du Crétacé et ont été primitivement des éléments de faune steppique. Les espèces actuelles sont pour la plupart restées xérophiiles, mais quelques-unes se sont secondairement adaptées aux conditions forestières.

Ces lignées africano-brésiliennes appartiennent aux quatre tribus des *Pyridicerini*, *Goniacerini*, *Batrini* et *Arhytodini*.

PYRIDICERINI. — Ces *Paronitae* sont caractérisés par une structure très particulière des palpes maxillaires, qui sont rétractiles, se repliant dans de vastes fosses des côtés de la tête. Ils forment un groupe très homogène, qui occupe toute l'Inabrsie. J'avais hésité jusqu'ici à savoir si le groupe constituait une lignée africano-brésilienne ou une lignée gondwanienne orientale (*Psél. Congo Belge*, p. 26). Un nouvel examen des formes décrites montre qu'en réalité, il faut distinguer deux lignées principales: l'une (lignée de *Zethopsus*), à massue antennaire d'un seul article, est une lignée africano-brésilienne typique; l'autre (lignée de *Pyridicernis*), à massue antennaire de deux articles, est originaire de la Gondwanie orientale. Toutes deux se sont mêlées en Afrique.

La distribution africano-brésilienne de la lignée de *Zethopsus* est tout à fait comparable à celle des Carabiques de la famille des *Hiletidae*, dont j'ai plusieurs fois présenté la géonémie (*La Genèse des faunes terrestres*, p. 286).

L'élément brésilien actuel est constitué par le genre *Bythinoplectus* Raffr., avec deux espèces au Brésil et deux autres émigrées vers le nord, l'une dans l'île de la Nouvelle-Grenade, l'autre au Mexique. Il est bien probable que ce genre doit être largement distribué dans tout le nord-est de

l'Amérique du Sud, dont la faune des Psélaphides est encore assez mal connue.

En Afrique, la lignée est représentée par le genre *Zethopsinus* Jeann., très largement distribué avec de nombreuses espèces depuis la Côte d'Ivoire jusqu'à Zanzibar, principalement dans les galeries forestières des contrées steppiques; le *Z. Pauliani* Jeann. a été découvert dans un sol suspendu en haut d'un grand arbre, en Côte d'Ivoire, et plusieurs espèces cohabitent



Fig. 2. — Carte de la répartition des *Pyxidicerini*.

Lignée africano-brésilienne de *Zethopsus* : *Bythinoptectus* (Brésil, Nouvelle Grenade, Mexique); *Zethopsinus* (Afrique et Madagascar); *Zethopsus* (Malaisie).

Lignée gondwanienne orientale de *Pyxidicerus* : *Pyxidicerus* (Malaisie, Nouvelle-Guinée); *Scottia* et *Cereania* (Sécheilles); *Zethinus* (Ceylan et Afrique occidentale).

En marge : *Zethopsinus caviventris* Raffr. de Léopoldville (✓ 32).

à Dundo, dans l'Angola, et dans l'île de Zanzibar, dans les mêmes biotopes du sol. Enfin, le genre *Zethopsinus*, encore présent dans le Mashonaland, se trouve aussi à Madagascar, où M. VADON a recueilli une espèce, encore inédite, aux environs de Maroansetra. Par contre, il est remplacé dans l'Indo-Malaisie par un genre très voisin, *Zethopsus* Raffr., ne différant que par l'absence d'une fovéole prothoracique qui est enstance chez le genre africain.

Cette répartition africano-brésilienne est tout à fait la même que celle des *Hilelidae* (*La Genèse des faunes terrestres*, p. 288, fig. 124), dont le genre *Neohilelus* Jeann. est brésilien, le genre *Hilelus* est représenté par un sous-genre *Eucamaragnathus* Jeann. dans l'Afrique chaude et à Madagascar, et par un sous-genre *Parahilelus* Jeann. dans l'Indo-Malaisie.

C'est encore à cette lignée de *Zethopsus* qu'il faut rattacher quelques genres africains qui ont subi un degré avancé d'évolution souterraine. Le *Jeannelia microphtalma* Raffr. est endogé, vers 3.000 m. d'altitude, sur

le mont Kénya et l'Aherdara, et M. de BARROS MACHADO a découvert aux environs de Dundo, dans l'Angola, des formes entièrement privées d'yeux, parmi lesquelles l'extraordinaire *Anomozethus caecus* Jeann., allié à *Zethopsinus*.

Quant à la lignée gondwanienne orientale de *Pyrédicernus*, son histoire sera examinée plus loin.

GONIACERINI. — Tribu constituée par des espèces souvent de très grande taille, caractérisées par une structure particulière de la tête et par leurs antennes géniculées. Elle forme un groupe très homogène, tout à fait isolé dans la section des *Bythinomorphi*. Quatre genres sont connus de l'Amérique du Sud (Brésil, Venezuela, Mexique), six de l'Afrique chaude, depuis la Côte d'Ivoire jusqu'à Zanzibar et l'Abyssinie.

Les genres sudaméricains sont remarquables par leurs antennes extrêmement volumineuses, mais à nombre d'articles réduit à 6, 5 ou même 4.

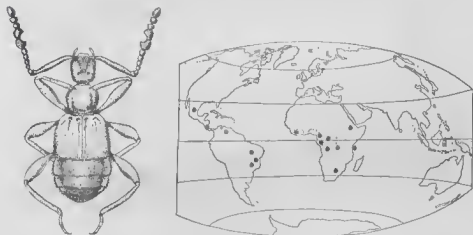


Fig. 3 — Carte de la répartition des *Goniacerini*.

Goniacerus, *Goniastes*, *Adiocerus* (Brésil, Venezuela); *Listriophorus* (Mexique); *Parasimus* (Côte d'Ivoire); *Ogmocerus*, *Ogmocerodes* (Afrique); *Bredoella* (Eala); *Ipsimus* (Abyssinie).

En marge: *Ogmocerodes Machadoi* Jeann., mâle, de Dundo ($\times 10$).

Les genres africains, souvent de grande taille, ont généralement conservé des antennes de 11 articles, mais ce nombre est réduit à 8 chez *Ipsimus fracticornis* Raffr. de l'Abyssinie, à 7 seulement chez le *Parasimus pachycerus* Jeann., de la Côte d'Ivoire, ce dernier rappelant ainsi davantage les *Goniacerus* brésiliens par l'épaisseur de ses antennes et la réduction du nombre des articles.

Le genre de vie des genres sudaméricains n'est pas connu. En Afrique, plusieurs indices font pressentir que les espèces, généralement décrites

sur des individus isolés pris à la lumière, sont en réalité thermophilites. On les a rencontrées dans les régions steppiques de l'Afrique orientale, dans l'Abyssinie, l'Ituri et le Katanga, à Zanzibar, dans les galeries forestières du nord de l'Angola, d'autre part dans la Côte d'Ivoire, le Cameroun et le Gabon. J'ignore si les *Ogmocerades* du Cameroun et du Gabon vivent dans des localités forestières ou steppiques. Mais l'*Ogmocerodes Hulstaerti* Jeann. a été pris à la lumière à Longa, en pleine forêt congolaise; et le *Bredoella gracilis* Jeann., remarquable par sa très petite taille, a été découvert dans les mêmes conditions à Eala. Ces deux espèces montrent que ces Psélaphides, originellement xérophiles, ont pu s'adapter parfois au régime forestier.

BATRISINI. — Cette grande tribu occupe tous les restes de l'Inabrésie. Elle est constituée aujourd'hui par quelques grands genres dont les nombreuses espèces, toujours localisées, couvrent de vastes territoires, et par une multitude de petits genres, parfois monospécifiques, dont l'extrême diversité résulte de variations intenses de la morphologie externe. Chez les uns, l'organe copulateur mâle atteint un haut degré de complexité; chez des lignées entières, par contre, un assiste à une simplification progressive de cet organe qui devient parfois tout à fait rudimentaire (*Batrisodes*).

Pour mettre de l'ordre dans le chaos des genres peuplant l'Afrique, j'ai subdivisé la tribu en trois sous-tribus. Deux d'entre elles, *Oropoggiina* et *Trabisina*, sont spéciales au continent africain et seront examinées plus loin. La troisième, *Batrisina*, a une répartition bien plus vaste et groupe deux catégories de lignées.

Chez les unes, toutes gondwaniennes orientales, les élytres ne portent que deux fossettes basales. Chez d'autres, au contraire, il existe trois fos-



Fig. 4. — Carte de la répartition du genre *Syrbatus* Reitt. (*Batrisini*).
En marge : *Syrbatus Machadoi* Jeann., mâle, de Camissoombo (× 20).

settes basales aux élytres et ces lignées ont une répartition africano-brésilienne. Comme on le voit, il semble que la divergence dans le nombre des fossettes élytrales date de l'époque ancienne du Secondaire où les sauches des *Batrissina* se sont diversifiées sur les deux extrémités de l'Inabrisie.

Les *Batrissina* trifoventés se groupent autour d'un grand genre *Syrbatus* Reitt. qui est un exemple des plus typiques de lignée africano-brésilienne. Ce genre est en effet représenté aujourd'hui par de nombreuses espèces sudaméricaines et d'autres répandues dans les régions steppiques de l'Afrique chaude, sans qu'il ait été possible de découvrir quelque caractère constant pour séparer les espèces des deux côtés de l'Atlantique. Les *Syrbatus* américains se rattachent assez directement aux *Arthunias* peuplant les mêmes territoires, mais les formes africaines, isolées de leurs congénères depuis la fin du Crétacé, n'ont subi aucune diversification générique. Alors que très généralement les lignées africano-brésiliennes sont représentées par des genres toujours très caractérisés sur les deux continents, la fixité du type générique des *Syrbatus* se présente comme un cas très exceptionnel.

Tous les *Syrbatus* africains présentent le même développement de caractères sexuels secondaires sur les antennes ou sur le front que les espèces sudaméricaines; certains mâles arrivent même à présenter un développement et une sculpture de la tête quasi-monstrueuses (*unicornis* Raffr., *monstruosus* Jeann.). Tous sont localisés dans les régions steppiques de l'Afrique intertropicale, en Côte d'Ivoire, dans les galeries forestières de l'Angola, dans l'Ituri et le Katanga, dans le Kenya et le Tanganyika. Aucun n'est connu de la grande forêt congolaise.

Les espèces vivent dans les accumulations de débris végétaux et se prennent dans les tannisages. Elles ne doivent guère voler, n'étant jamais attirées par les lumières. Beaucoup montrent une tendance à se réfugier sous terre. Le *S. Leleupi* Jeann. a été pris dans la grande grotte de Luhudi, au Katanga. Et les espèces de l'Afrique orientale se sont élevées sur les hautes montagnes à la fin du Tertiaire. Le *S. laticeps* Jeann. vit à 2.600 m. sur l'Aberdare, le *S. monstruosus* Jeann. à 2.500 m. sur l'Elgon, et le *S. unicornis* Raffr. a colonisé les prairies subalpines, à 3.200 m. sur le Kilimandjaro.

À côté des *Syrbatus* africains se groupent quelques genres, manifestement de même souche mais différents par la répartition des caractères sexuels. Ce sont encore des formes humicoles, mais beaucoup se sont adaptées au régime de la grande forêt équatoriale. *Batrissochorus* Jeann. a deux espèces, l'une dans l'Abyssinie, l'autre sur le Kilimandjaro. Mais *Batristerus* Jeann., *Eleodimerus* Jeann. et *Hulstaertites* Jeann. ont envahi la grande forêt équatoriale. *Eleodimerus*, par exemple, si curieux par l'étrange déformation des fémurs postérieurs chez les mâles, occupe le grand bloc forestier central du Congo Belge et les galeries forestières de la périphérie, tant dans

le nord de l'Angola que dans la Province Orientale, le Kivu et le Katanga. Deux espèces survivent en Abyssinie méridionale sur le Chillalo et le Gughé, mais aucune n'a jamais été rencontrée au Kénya, au Tanganyika, ni en Rhodésie. Cette extension de l'aire géographique occupée par les *Eleodimerus* montre bien qu'ils ont dû peupler au Pliocène tout le massif forestier équatorial, alors bien plus étendu qu'aujourd'hui.

C'est encore autour de *Syrbatus* que gravitent une série de petits genres de *Batrissina* trifovéolés, répartis dans toute la faune steppique. L'*Exallomorpha Lelenpi* Jeann. est cavernicole dans le Bas-Congo, à Thysville.

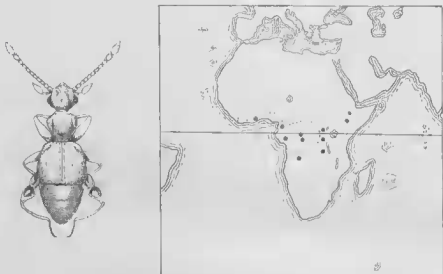


Fig. 5. — Carte de la répartition du genre *Eleodimerus* Jeann. (*Batrissini*).
En marge : *Eleodimerus tortiscelis* Jeann., mâle, de Camissoombo (× 24).

Lelenpia globicephala Jeann. est termitophile dans le Katanga. D'autres sont devenus pholéophiles : l'*Exallus pholeophilus* Jeann. a été trouvé par R. PAULIAN dans le terrier d'un *Cricetomys gambianus* au Banco, et les *Charthrinus elaphoides* J. et P. et *C. elgonensis* J. et P. sont les hôtes des terriers du *Tachyoryctes splendens*, ou Rat-Taupé, qu'ils accompagnent sur l'Elgon jusqu'à 3.500 m. d'altitude.

Comme on le voit par cet exposé, les *Batrissina* trifovéolés de l'Afrique chaude représentent la survivance d'une lignée africano-brésilienne, et ont évolué de façon diverse. Si la plupart sont restés nombreux dans la faune steppique, les *Syrbatus* tendent à coloniser des stations de refuge et toute la série des *Batristellus*, *Eleodimerus* et *Hulstaertites*, dérivés indiscutablement de souches steppiques, ont proliféré pendant le Pliocène dans la grande forêt équatoriale.

ARHYTODINI. — C'est une découverte bien remarquable que M. H. SCHOUTEDEN a faite, à Luebo dans le Kasai, d'un représentant de la tribu des *Arhytodini*. Elle est venue confirmer la façon dont j'avais interprété la distribution géographique de lignées d'Insectes, comme celle des Cicindélides du groupe des *Ctenostomatini*, actuellement localisés dans l'Amérique du Sud et à Madagascar. Cette répartition anormalement disjointe m'avait paru ne pouvoir être expliquée que comme celle d'un reste de lignée africano-brésilienne dont tout l'élément continental africain avait disparu.

Les *Arhytodini* sont une tribu très isolée de Psélaphites macroscélides, qui était représentée d'une part dans l'Amérique du Sud par le genre *Arhytodes* Reitt., d'autre part à Madagascar par l'unique *Holozodus Raffrayi* Fairm., sans doute myrmécophile dans les savanes occidentales de la Grande-



Fig. 6 — Carte de la répartition des *Arhytodini*.
Arhytodes (Brésil); *Holozodinus* (Kasai); *Holozodus* (Madagascar).
 En marge : *Holozodinus Schoutedeni* Jeann., de Luebo (× 20).

Île. Les deux genres présentent de nombreux caractères communs et ne diffèrent guère que par le plus grand développement des antennes chez les *Arhytodes*. J'avais montré qu'il n'y avait aucune raison d'en faire les types de deux tribus comme le voulait RAFFRAY, que leur réunion dans une même tribu devait exprimer davantage qu'il fallait les considérer comme deux termes d'une même lignée.

L'*Holozodinus Schoutedeni* Jeann., découvert à Luebo, dans le Kasai, sous une écorce, en compagnie d'histérides du genre *Epiechinus*, montre que le type *Holozodus* a été largement répandu en Afrique avant d'avoir passé à Madagascar pendant le Montien. Les différences qui séparent *Holozodinus* d'*Holozodus* sont secondaires; les deux genres présentent d'autre

part des ressemblances mimétiques avec les Histérides du genre *Epicchinus*, qui sont myrmécophiles, ce qui fait penser que tous deux doivent avoir le même genre de vie.

Ainsi la distribution africano-brésilienne des *Arhytodini* se montre comparable, dans une certaine mesure, à celle des Carabiques de la famille des *Hilletidae*, qui ont passé à Madagascar (*La Genèse des faunes terrestres*, p. 288). La rareté de *Holozodinus Schoutedeni*, très localisé dans le Kasai, fait comprendre que l'élément africain de certaines lignées africano-brésiliennes ait pu s'éteindre. L'énigme biogéographique posée par certains végétaux et surtout par les *Pogonostoma*, si nombreux à Madagascar et étroitement apparentés aux *Ctenostoma* sudaméricains, se trouve ainsi expliquée par l'extinction pendant le Tertiaire des formes intermédiaires ayant vécu sur le continent africain.

LES LIGNÉES GONDWANIENNES ORIENTALES

Bien plus nombreux que les précédents sont les Psélaphides de l'Afrique intertropicale qui relèvent de lignées gondwaniennes orientales. Leurs espèces ont encore plus gardé le caractère de formes steppiques ; très peu se sont installées dans la grande forêt.

Parmi ces lignées gondwaniennes orientales, il en est qui sont très anciennes, préjurassiques, comme l'indique leur extension sur le continent australien. C'est le cas en particulier des *Bryaxini*, des *Pselaphini* et des *Tmesiphorini*. Il n'est pas possible de préciser en quel point de l'Inahésie orientale ces lignées anciennes ont eu leur origine. Mais le plus grand nombre des lignées gondwaniennes orientales sont plus récentes, postjurassiques, et il semble que la plupart soient nées sur le vieux massif malais, à partir duquel elles se sont propagées à la fois par l'Inde et l'Arabie sur toute l'Afrique, puis à Madagascar, et par la Lémurie sur les Séchelles et la région malgache. Au Pliocène, ces lignées postjurassiques ont pu gagner la Nouvelle-Guinée.

Quelle que soit leur ancienneté, toutes les lignées gondwaniennes orientales sont abondamment représentées dans l'Afrique orientale et cela les distingue au premier abord des lignées pliocènes qui ont suivi l'extension de la grande forêt équatoriale de la Malaisie vers l'Afrique. Presque toutes encore ont franchi la Méditerranée orientale au Montien et se sont répandues non seulement sur toute l'Europe, mais aussi jusque sur l'est de l'Amérique du Nord. La faune de l'ombre de la Baltique montre qu'un bon nombre de ces lignées vivaient encore dans le nord de l'Europe à l'Oligocène et se sont ultérieurement éteintes.

L'examen successif de ces lignées gondwaniennes orientales va permettre, chemin faisant, de noter certaines particularités intéressantes de leur évolution biogéographique.

FARONINI. — La répartition de certaines lignées de ce groupe de *Faronitae* laisse supposer qu'elles sont originaires de la Paléantarctide (*Psel. Afr. or.*, 1949, p. 16) ; mais des révisions systématiques serrées seraient nécessaires pour le confirmer. En tous cas, le genre *Octomierns* Schaaf., très différent des *Faronus* paléarctiques (alliés aux *Sngotu* néo-zélandais) et aussi des *Faronidius* sud-africains, constitue assurément une lignée gondwanienne orientale. Les espèces africaines sont souvent devenues endogées ; le petit genre allié, *Leptomirras* Jeann., a été fondé pour une espèce presque anophtalme, *L. rostratus* Jeann., du nord de l'Angola.

PYRIDICERINI. — On a vu ci-dessus que cette tribu est constituée en Afrique par un mélange d'espèces relevant de deux grandes lignées dont l'une est typiquement africano-brésilienne (lignée de *Zethopsus*). L'autre lignée, que j'appelle ici lignée de *Pyxidicerus*, est formée d'espèces dont la massue de l'antenne est formée par deux articles, libres ou plus ou moins coalescents ; elle est certainement originaire du massif malais et s'est répandue dans la Gondwanie orientale.

Pyxidicerus Mulsch. a sept espèces en Malaisie et dans la Nouvelle-Guinée et il faut rapprocher de ce genre deux autres, assez aberrants, qui ont gagné les Séchelles (*Scottia* Raffr. et *Cerenia* Raffr.). D'autre part le genre *Zethinus* Raffr. a deux sous-genres : l'un à Ceylan (*Zethinetus* Jeann.), l'autre en Afrique (*Zethinus* s. str.), avec deux espèces du Bas-Congo et de l'Angola, et le genre nouveau *Ocluzethus* Jeann., découvert par M. de Barros-Machado à Dundo, est voisin de *Zethinus*. Enfin, le genre *Proboscites* Jeann., dont l'unique espèce, *P. Ghesquierel* Jeann. occupe la grande forêt aux environs de Coquilhatville, se rattache plutôt à *Pyxidicerus* par le nombre des articles de ses antennes.

Les gateries forestières de Dundo, dans l'Angola, ont fourni enfin à M. de Barros-Machado des espèces anophtalmes et endogées qui se rattachent à *Zethinus* ; *Ortozethus* Jeann. a une étrange espèce aveugle, *O. (Typhlozethus) unophtalmus* Jeann., qui ressemble par convergence à *Anomozethus caecus* Jeann., et le *Typhloleptus Machadoi* Jeann., de même forme générale étroite et allongée que le *Jrunnelia* du Kenya, est encore dérivé de la souche du *Zethinus*.

CLAVIGEDITAE. — Cette sous-famille, entièrement constituée par des espèces myrmécophiles (rarement termitophiles à Madagascar) est largement répandue sur toute la région gondwanienne orientale. Les espèces sont très nombreuses, souvent réparties indûment dans une trop grande quantité de genres. Leur étude systématique n'est pas encore assez avancée pour qu'il soit possible d'en tirer des déductions biogéographiques.

EUFLECTINI. — Cette tribu, réunissant un très grand nombre de *Pselaphitae* primitifs, est certainement originaire de la Gondwanie orientale.

Elle est abondamment représentée en Europe, mais aussi dans toute l'Afrique, en dehors de la grande forêt équatoriale, par des espèces de petite ou très petite taille, toutes hémicoles, pouvant voler, mais ne venant presque jamais à la lumière.

Les genres *Chaetorrhopalus* Raffr., *Bibloporellus* Jeann., *Microplectus* Raffr., *Philiopsis* Raffr., *Periptectus* Raffr. sont localisés dans les régions tropicales, connus d'une part de l'Indo-Malaisie et de la Nouvelle-Guinée, d'autre part de toute l'Afrique orientale et des galeries forestières de l'est du Congo Belge et de l'Angola. D'autres, de même origine, comme *Bibloplectus* Reitt., *Pseudoptectus* Reitt., *Euplectus* Leach, se sont largement répandus dans la région holarctique. D'autres enfin, *Anoptectus* Raffr. et *Asymoptectus* Raffr., dont l'écléage est d'un type assez particulier, ont dû s'individualiser de bonne heure sur l'Afrique australe avant de se propager vers le nord pendant le Tertiaire. Toutes ces lignées, assez diverses, sont manifestement postjurassiques.

Le genre *Pseudoptectus* Reitt., auquel j'ai rattaché les *Hypoptectus* Raffr. (*Psel. Congo Belge*, 1950, p. 263), montre une évolution régressive des soies sur les styles de l'écléage, en liaison avec la migration transméditerranéenne de la lignée, évolution comparable à celle qui sera signalée chez les *Bryaxini*. Toutes les espèces orientales et africaines ont les styles armés de soies qui ont disparu chez le *P. perplexus* J. Duv. de la région méditerranéenne.

Quant au grand genre *Euplectus* Leach, si abondamment représenté dans la région paléarctique, sa répartition dans la Gondwanie orientale suggère quelques observations.

On ne connaît jusqu'ici qu'une seule espèce de la région orientale, l'*E. annamita* Raffr. Cette déficience s'explique sans doute parce que les *Euplectus* ne viennent pas à la lumière et que des tamisages de détritus végétaux n'ont guère été faits dans l'Asie tropicale. Mais la parenté manifeste de l'*E. annamita* avec l'*E. africanus* Raffr. de l'Abyssinie et les quelques espèces nouvelles découvertes par M. H. SCOTT dans le sud de l'Arabie, rendent fort probable que bien d'autres espèces d'*Euplectus* doivent exister dans toute l'Indo-Malaisie.

Dans l'Afrique orientale, les recherches de RAFFRAY et les nôtres ont fait connaître de nombreux *Euplectus*. A ceux-ci se sont ajoutées plus récemment toutes les espèces découvertes par N. LELEUP et A. COLLART dans le Katanga et à Stanleyville, ainsi que celles recueillies par M. de BANNOS MACHADO dans l'Angola. Le genre est donc aujourd'hui assez bien connu de toute l'Afrique intertropicale.

Toutes les espèces de l'Afrique chaude se sont placées dans le sous-genre *Euplectus* s. str., qui est largement répandu en Europe. Par contre, l'Afrique australe a fourni une espèce, *tuberculiceps* Raffr., qui paraît bien représenter le sous-genre *Diplectellus* Reitt., existant dans la région méditerranéenne. Il semble donc se trouver ici, chez les *Diplectellus*, un cas de

disjonction géographique comparable à ceux qui sont déjà connus dans les genres *Reicheia* et *Mastigus* (*La Genèse des faunes terrestres*, p. 313).

Les *Euplectus* s. str. de l'Afrique intertropicale ont été répartis dans des groupes d'espèces, qui sont en quelque sorte de petites lignées secondaires. Certains groupes sont localisés dans l'Angola (groupe de *incisifrons*, groupe de *Machaloi*). Le groupe *africanus* et le groupe *agymisibanus* sont plus largement distribués, mais surtout représentés dans l'Afrique orientale. Enfin une série d'espèces du groupe *fasciculatus* ont contribué au peuplement des hautes montagnes de l'Afrique orientale et leur répartition sera examinée plus loin.

TANYPLEURINI. — Il s'agit ici d'un groupe de Psélaphites Bythinomorphes, répandu dans les régions tropicales et sans doute allié à la souche angarienne des *Bythinini* paléarctiques. Les divers genres des *Tanypleurini* occupent toute l'étendue de l'Inabrsie du Secondaire. Les *Globa* Raffr.



Fig. 7. — *Auchenotropis torticornis* Jeann., mâle, de Dundo ($\times 32$) (*Tanypleurini*).

sont sudaméricains et s'apparentent aux *Globosulus* Jeann. de la grande forêt congolaise, qui sont ainsi, peut-être, un élément africano-brésilien. Mais les *Tanypleurus* Raffr. et *Auchenotropis* Raffr. constituent assurément une lignée gondwanienne orientale très homogène.

Les *Tanypleurus*, avec le petit genre allié *Nedarussus* Raffr., sont distribués dans l'Indo-Malaisie ; les *Auchenotropis* sont connus par quelques espèces occupant des points très distants les uns des autres dans toute l'Afrique intertropicale steppique. La grande discontinuité des aires géographiques et le fait que tous les *Auchenotropis* connus habitent des biotopes très particuliers donnent à croire que ces Psélaphides sont en voie d'extinction. *L.A. identimana* Raffr. est réfugié à l'entrée des grottes de

Shimoni, sur la côte de l'Océan Indien ; l'*A. Leleupi* Jeann. vit dans des microcavernes endoxyles sur le Kundelungu, au Katanga ; les *A. torticornis* Jeann. et *A. simplex* Jeann. sont le premier humicole, le second peut-être termitophile dans les galeries forestières de Dundo, dans le nord de l'Angola ; l'*A. Pauliani* Jeann., enfin, a été découvert dans un sol suspendu en haut de grands arbres, dans la Réserve du Banco, en Côte d'Ivoire.

BRYAXINI. — Cette grande tribu, très nombreuse en espèces, est actuellement distribuée presque dans le monde entier. Ses souches ont certainement peuplé toute l'Inabrsie du Secondaire. Des genres spéciaux survivent dans l'Amérique du Sud, mais tous ceux qui sont répandus en Afrique appartiennent à des lignées gondwaniennes orientales, parfois très anciennes, dont la plupart se sont secondairement étendues sur toute la région holarctique. Il est remarquable que la faune africaine n'ait conservé aucun élément africano-brésilien de la tribu des *Bryaxini*.

Tous les *Bryaxini* africains sont essentiellement des formes sélépiques, qui pullulent souvent en grand nombre d'individus dans les accumulations de débris végétaux des galeries forestières. Quelques-uns cependant vivent

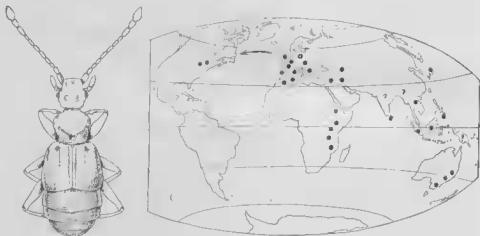


Fig. 8. — Carte de la répartition du genre *Bryaxis* Leach (*Bryaxini*).

En marge : *Bryaxis sanguinea* Leach, mâle, de Metz ($\times 20$).

dans la grande forêt équatoriale, mais leur mode d'existence y est inconnu, toutes les espèces ayant été capturées à la lumière.

Le genre *Bryaxis* Leach est une lignée gondwaniennne orientale préjurassique. Les espèces sont nombreuses dans la région orientale et toute l'Australie. En Afrique, les deux espèces connues, *circumflexa* Raffr. et *africana* Raffr., sont strictement localisées dans les steppes de l'Afrique orientale, depuis l'Abyssinie jusqu'au Natal, sans dépasser vers l'ouest la région des

grands lacs. Mais la lignée a franchi la Méditerranée orientale au Montien et s'est propagée à travers l'Europe jusque dans l'Amérique du Nord, où les espèces sont nombreuses.

Les *Reichenbachia* Leach et *Trissemus* Jeann. ont sans doute la même origine préjurassique. Leur migration transméditerranéenne a aussi couvert l'Europe, sans atteindre toutefois l'Amérique du Nord. Mais l'extension des deux genres en Afrique a intéressé toute l'Afrique intertropicale, sans rester limitée aux steppes orientales. Les espèces sont toutefois bien plus nombreuses dans l'est que dans l'ouest. On en trouve plusieurs dans le Gold Coast, mais aucune n'a jusqu'ici été signalée de la Côte d'Ivoire.

Les *Reichenbachia* africains ont été classés dans deux sous-genres différenciant par la présence ou l'absence de soies sur les styles de l'édéage. Les *Reichenbachella* Jeann., tous africains, ont des styles sétifères ; les *Reichenbachia* s. str. ont des styles sans soies et ce sont des formes de ce type qui ont passé dans la région paléarctique.

Une évolution semblable a été constatée à propos d'un autre genre de *Bryaxini* : *Baxyris* Jeann. Ce genre, connu de l'Afrique intertropicale et de Madagascar, diffère de *Reichenbachia* par le développement de la fovéole basale du prothorax, semblable à celle des *Brachygluta* Thoms. paléarctiques. Ceux-ci dérivent d'ailleurs de la souche des *Baxyris*. En Afrique, les *Baxyris* sont répartis dans l'Ituri, le Katanga et l'Angola, et une de leurs lignées, constituant le sous-genre *Speubaxyris* Jeann., s'est fixée dans les grottes des environs de Thysville, dans le Bas-Congo, les espèces devenant aptères et plus ou moins microphalmes. Tous ces *Baxyris*, lucicoles ou cavernicoles, ne portent pas de caractères sexuels sur les tergites abdominaux et ont des édéages à styles sétifères. Mais les *Brachygluta* paléarctiques, dérivés de souches *Baxyris* qui se sont installées dans l'Abyssinie et toute l'Afrique du Nord, franchissant en outre la Méditerranée, au Montien, ont tous perdu les soies de leurs édéages et la plupart ont développé des caractères sexuels réalisant des sculptures souvent compliquées de leur premier tergite abdominal.

Il n'est pas douteux que la présence de soies sur les styles des organes copulateurs mâles soit un caractère primitif. Il est donc naturel de la constater chez les espèces restées sur la Gondwanaie orientale, et cela autant chez les *Pseudoplectus* dont il a été question ci-dessus que chez les *Reichenbachia* du groupe *Reichenbachella* et que chez les *Baxyris*. Mais il est curieux que dans toutes ces lignées l'évolution régressive de l'appareil sétal de l'édéage soit en corrélation avec leurs migrations vers l'hémisphère septentrional.

J'ai signalé comme très vraisemblable que des cas de parthénogénèse soient présentés par certains *Trissemus* africains : *T. Chappuisi* Jeann., de l'Elgon, *T. katangunus* Jeann. du Katanga. La même constatation s'étend au genre *Acamaltes* Reittl., répandu dans les forêts occidentales, du Gold Coast, du Gabon, de Léopoldville et du nord de l'Angola. Par contre, le

Ghesquiérites spiatcornis Jeann., seul représentant d'un genre confiné dans la grande forêt congolaise, à Eala, montre un égal pourcentage des deux sexes.

BATRISINI. — On a vu ci-dessus que la sous-tribu des *Batrisina* réunit d'une part des lignées trifovéolées (à trois fosselles basales aux élytres) qui sont africano-brésiliennes et, d'autre part, des lignées bifovéolées d'origine gondwanienne orientale. Ce sont ces dernières qui seront examinées ici. Toutes se présentent avec les caractères de lignées postjurassiques.

Les nombreux genres bifovéolés de l'Afrique intertropicale se groupent dans plusieurs lignées principales qui sont étroitement localisées dans la faune tropicale. La plupart des espèces sont distribuées dans le douaïne steppique, vivant dans l'humus, peut-être bien plus souvent qu'on ne le croit dans les fourmières ou les termitières. Mais des lignées entières sont devenues silvatiques, pullulant parfois en nombre immense dans la grande forêt congolaise.

Toute une série de genres africains s'apparentent étroitement aux *Batrisotenus* Jeann. de la région Orientale, genre que j'ai dû séparer des *Batrisotenus* (*sensu lato*) de RAFFRAY (*Psel. Afr. or.*, p. 133). Ce sont *Batristites* Jeann., *Batristilinus* Jeann., *Microbatrisodes* Jeann., *Pseudobatrisus* Raffr., *Coryphomus* Jeann., *Camptomites* Jeann. et quelques autres. La plupart peuplent l'Afrique orientale. *Microbatrisodes arboricola* Jeann. et *Coryphomus denticollis* Jeann. vivent dans les sols suspendus en haut des grands arbres du Banco, en Côte d'Ivoire. Le genre *Coryphomus* présente une distribution remarquablement discontinue, ayant, en outre, une espèce humicole à Shimoni, sur la côte de l'Océan Indien. Quant à *Camptomites*, il paraît grouper surtout des espèces termitophiles de la partie occidentale de l'Afrique chaude.

D'autres genres, localisés en divers points de l'Afrique intertropicale, n'ont pas de parenté directe avec les précédents, mais relèvent sans doute de lignées gondwaniennes orientales dont l'élément indo-malais n'est pas connu.

Les deux *Conogstridius* Jeann. et *Conuridius* Jeann. renferment quelques espèces myrmécophiles, vivant dans les nids des *Odontomachus* aux environs de Stanleyville. *Panaphysus* Reiff. a deux espèces humicoles dans le Gold Coast et le Kasuï. *Leptobatrisus* Jeann. est localisé près de Dundo, et l'étrange *Batristotes clavigerivulus* Jeann., seule espèce de toute la sous-famille des *Pselaphitae* qui présente des trichomes sur les élytres et le premier tergite abdominal, est certainement myrmécophile dans l'extrême nord de l'Angola. Une motion spéciale enfin doit être faite du genre *Parabatrisus* Jeann., à abdomen entièrement rebordé et prothorax souvent allongé. Une espèce est connue d'une grotte près de Thyssville, deux des gale-

ries forestières de Dundo, et une quatrième a été récemment découverte par H. SCOTT dans le sud de l'Arabie.

Tous ces *Batrisina* bifovéolés sont répandus dans les régions steppiques, à l'exception du seul *Batristidius fossulatus* Jeann., pris à la lumière à Eala. Mais les genres *Adiastulus* Raffr. et *Erechophyes* Jeann., remarquables par la forme grêle et déliée des espèces, par la saillie de leurs tubercules antennaires et le développement de leurs épines primotales, sont étroitement localisés dans la grande forêt équatoriale. Leur seul proche parent, *Xenadiastus Vanboveni* Jeann. est termitophile à Stanleyville. Les quatre espèces du genre *Adiastulus* occupent les forêts du Gabon, de Léopoldville et de Coquilhatville; les deux *Erechophyes* vivent autour de Coquilhatville. Tous viennent en nombre incroyable à la lumière pendant la saison des pluies et les naturalistes belges, J. GUESQUIÈRE, H. J. BUENO et le R. P. HULSTAERT, en ont rassemblé des milliers d'exemplaires. La capture de *Adiastulus angolans* Jeann., par M. de BARROS MARCHADO, dans les débris végétaux du sol d'une galerie forestière du nord de l'Angola semble indiquer que toutes les espèces des deux genres doivent être humicoles.

Il reste enfin à examiner, parmi les *Batrisina* bifovéolés, le genre *Arthromelus* Jeann., qui constitue à lui seul une lignée gondwanienne orientale



Fig. 9. — *Arthromelus anomalus* Jeann., mâle, de Vila Luso (× 24) (*Batrisini*).

très homogène. Ce genre s'est certainement isolé de *Batrisocenus* Raffr., qui peuple l'Indo-Malaise et la Nouvelle-Guinée, par une évolution orthogénétique de l'organe copulateur mâle, réalisant un type nouveau, très original par la transformation d'un style en une pièce articulée creuse, renfermant l'abouchement du sac interne (*Psel. Afr. or.*, p. 150). Des formes de transition, essais évolutifs incomplets, existent encore dans la Nou-

velle-Guinée (*B. serraticornis* Raffr.), mais tous les *Arthromelus* ayant réussi leur orthogénèse, les uns par la transformation du style droit, les autres par celle du gauche, se sont répandus dans toute l'Afrique intertropicale. Peut-être en trouvera-t-on encore dans l'Indo-Malaisie.

Quoiqu'il en soit, les *Arthromelus* sont déjà connus en grand nombre dans toute l'Afrique orientale, l'Ituri, le Kivu, le Katanga, l'Angola, le Gabon et la Côte d'Ivoire. Quelques espèces seulement pénètrent dans la grande forêt congolaise. A peu près tous (sauf le *simplex* Jeann. de l'Angola) présentent des caractères sexuels mâles sous forme de bosses ou d'excavations de la partie postérieure du premier tergite abdominal, réalisant des sculptures particulières à chaque espèce.

PSELAPHINI. — Cette grande tribu a des souches certainement très anciennes. Des genres primitifs, *Carculionellus* Westw., *Tyraphus* Sharp, occupent le continent australien, la lignée des *Pselaphellus* Raffr. est sud-américaine; mais les genres représentés en Afrique relèvent assurément de lignées gondwanienne orientale préjurassiques.

Les quatre genres connus de l'Afrique intertropicale sont formés d'espèces humicoles, réparties surtout dans les régions steppiques, mais s'accommodant aussi parfois aux biotopes silvatiques. *Pselaphantax* Reitt. et *Pselaphus* Herbst, répandus dans l'Australie, la région Orientale et l'Afrique, ont tous deux une espèce paléarctique, et la lignée des *Pselaphus* a donné naissance à plusieurs genres méditerranéens, *Pselaphogenius* Reitt., *Pselaphopsis* Jeann., formés d'espèces aptères dont la répartition est en rapport avec l'histoire géologique de la Tyrrhénide et des Egéides. Répan-tus dans l'Afrique du Nord, les *Pselaphogenius* ont laissé une espèce dans le sud de l'Abyssinie, où le *P. (Afropselaphus) Scotti* Jeann. persiste à l'état de relique à haute altitude sur le Gughé.

Quant aux *Pselaphoxys* Raffr. et *Mentraphus* Sharp, ce dernier remarquable par ses palpes pénicillés rappelant ceux des *Ctenistes*, ce sont des endémiques africains à la fois répandus dans l'Abyssinie et les savanes orientales ainsi que dans la grande forêt congolaise.

ODONTALGINI. — J'ai créé cette tribu de Psélaphites macroscélides pour rapprocher deux genres, dont l'un, *Ephimia* Reitt., occupe les Antilles, l'autre, *Odontalgus* Raffr., est abondamment représenté dans toute la Gondwanie orientale. On pouvait croire *a priori* qu'il s'agisse d'une grande lignée africano-brésilienne, mais le grand nombre et la diversité des espèces se trouvant en Indo-Malaisie montrent que les *Odontalgus* ont vraisemblablement pris naissance sur le massif malais et se sont ultérieurement propagés en Afrique. Sans doute, les *Ephimia* des Antilles sont-ils les survivants d'un rameau de la souche *Odontalgus* ayant franchi la région méditerranéenne et atteint l'Amérique du Nord sous le climat chaud du début du Tertiaire. On sait qu'une telle migration explique la présence dans

l'Amérique centrale des nombreuses lignées « trans-atlantiques » signalées par R. F. SCHABFF (*La Genèse des faunes terrestres*, p. 367). En tous cas, si des *Odontalgus* ont existé dans la faune méditerranéenne de l'Europe, à l'Eocène ou à l'Oligocène, ils ont été détruits par le refroidissement de la fin du Tertiaire qui aurait en même temps chassé vers le sud les *Ephimia* jusqu'aux Antilles.

On connaît aujourd'hui une vingtaine d'espèces d'*Odontalgus* réparties en Afrique, depuis l'Abyssinie jusque dans la Côte d'Ivoire. La plupart peu-

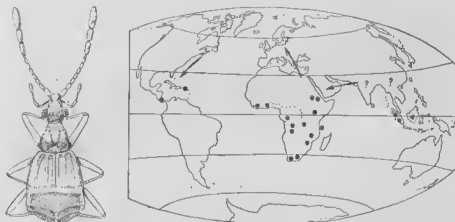


Fig. 10 — Carte de la répartition des *Odontalgini*.
Odontalgus (Afrique, Indo-Malaisie) ; *Ephimia* (Antilles).
 En marge : *Odontalgus gracilipes* Jeann., mâle, d'Eala ($\times 24$).

plent les savanes, quelques-uns se trouvent dans la grande forêt. Un petit groupe d'espèces à antennes bicolorées est localisé à la fois dans l'île de Zanzibar et dans l'ouest, à Léopoldville et au Gold Coast.

Toutes les espèces de l'Afrique intertropicale sont ailées et viennent à la lumière. Mais il existe, dans l'Afrique australe, un *O. costatus* Raffr., aptère, à élytres très courts, qui ressemble par cela beaucoup aux *Ephimia* des Antilles.

CTENISTINI. — Ce groupe renferme les espèces les plus xérophiles de toute la famille des Psélaphides. Certaines sont même réparties dans les contrées les plus désertiques. Il en est aussi, comme le *Ctenistes imitator* Reitt. ou l'*Epicaris ventralis* Raffr. dont la distribution est extrêmement vaste sur toute l'Afrique intertropicale et ce fait est d'autant plus notable que les espèces des Psélaphides tropicaux sont généralement très étroitement localisées.

Bien caractérisés par leurs palpes pénicillés et la pubescence squameuse de leurs téguments, les *Ctenistini* sont répartis dans toutes les régions

steppiques de la Gondwanie orientale. Très peu d'espèces (*Stectenis Simoni* Reill. à Léopoldville, *Desimietta antennata* Jeann. à Boma et à Coquilhatville) se trouvent dans la grande forêt congolaise, sans d'ailleurs que les biotopes qu'ils occupent aient été précisés.

En fait, la plupart des genres de *Ctenistini* africains sont surtout distribués dans l'Afrique orientale, ne dépassant que rarement vers l'ouest les savanes du Kivu et du Katanga.

Ctenistes Reichb. a de nombreuses espèces dans la région Orientale, d'autres dans l'Abyssinie, l'Arabie et l'Afrique orientale. Seul, le *C. imitator* Reill. s'étend vers l'ouest jusque dans le Gohil Coast. Des espèces survivent dans l'Afrique du Nord, au nord du Sahara, et le *C. palpalis* Reichb. couvre une aire extrêmement étendue dans la région paléarctique, puisqu'elle va depuis la France jusqu'à la Birmanie.

Ctenisomorphus Raffr., allié à des formes malaises, est représenté par une espèce en Abyssinie (*najor* Raffr.) et une à Lokitang, dans le désert du Turkan (*turkanensis* Jeann.). Une troisième espèce est connue de la Palestine.

Enopstomus Schaum est plus largement répandu dans l'Afrique orientale. A côté d'espèces indo-malaises se placent une série d'autres de l'Abyssinie, du Kenya, de la Rhodésie et même de Madagascar. D'autre part, plusieurs espèces ont survécu dans la région méditerranéenne, dans l'Afrique du Nord et les péninsules européennes. La lignée méditerranéenne a atteint les îles Canaries, où l'*E. Wollastoni* Schaum existe encore à Ténériffe et à Gomera.

Desimia Reill. est un autre genre spécial à l'Afrique orientale; il a atteint la Perse. Quant à *Desimietta* Jeann., qui en est voisin, ses espèces se sont propagées dans les savanes jusque dans l'Angola et le Gohil Coast, deux survivent dans la grande forêt congolaise.

A ces genres de l'Afrique tropicale, il faut encore ajouter *Epicaridus* Reill., dont une espèce vit dans l'Afrique australe (*crassicornis* Raffr.), l'autre est très largement répandue dans toute l'Afrique intertropicale, surtout dans les contrées subdésertiques; cet *E. ventralis* Raffr., dont les yeux sont variables de taille, semble s'être installé dans les fourmilières d'*Euponera senaarensis*. Enfin, *Ctenisomimus* Raffr. s'est différencié sur l'Afrique australe et a secondairement colonisé le sud de l'Angola.

TMESIPHORINI. — Cette tribu, que j'ai séparée des *Tyrini* de RAFFRAY, est très bien caractérisée par ses caractères morphologiques externes; les fémurants sont glabres et sculptés, les palpes sont pénicillés comme chez les *Ctenistini*, mais d'un type bien différent. Telle qu'elle se présente aujourd'hui, la tribu est un des exemples les plus complets de lignée gondwanienne orientale préjurassique.

Des genres formés d'espèces de petite taille, primitives, sans carènes saillantes sur l'abdomen, occupent l'Australie (*Leangmus* Raffr.), Sumatra

(*Ctenotillus* Raffr.), la région Orientale (*Raphitreus* Raffr., *Aphanithrix* Raffr., *Ducnotillus* Raffr.) et l'Afrique australe (*Pselaphocerus* Raffr.). Un groupe de genres formé d'espèces de plus grande taille, et dont l'abdomen est pourvu de carènes discales, comprend *Syntectodes* Reitt. de la région Orientale et les genres africains dont il est question ci-après.

Tmesiphorus Lec. est le plus nombreux en espèces. Plusieurs occupent l'Indo-Malaisie, la Nouvelle-Guinée et l'Australie; une dizaine d'autres



Fig. 11. — Carte de la répartition du genre *Tmesiphorus* Lec. (*Tmesiphorini*).
En marge : *Tmesiphorus rugicollis* Raffr, mâle, de Kilema ($\times 16$).

sont connues des régions steppiques de l'Afrique orientale, de l'Angola et de la Côte d'Ivoire. Toutes présentent de curieux caractères sexuels sur la massue des antennes des mâles, sauf cependant le *T. myrmecophilus* Jeann., inféodé aux *Megaponera foetens* dans le Katanga, dont les antennes du mâle ne diffèrent pas de celles des femelles.

La lignée des *Tmesiphorus* a passé dans l'Europe au Montien; elle a atteint l'Amérique du Nord, où survivent deux espèces, dans le Kansas, le Missouri et la Pensylvanie, espèces présentant tous les caractères morphologiques de celles de l'Afrique. Une trace de cette migration est marquée par la présence d'une espèce fossile de l'ambre de la Baltique, datant ainsi de l'Oligocène. Mais tous les *Tmesiphorus* qui ont vécu en Europe pendant le Tertiaire se sont éteints. Comme on le voit, on a ici la certitude que cette lignée gondwanienne orientale s'est propagée jusque dans l'Amérique du Nord, à la faveur du climat relativement chaud qui régnait sur le nord-ouest de l'Europe au début du Tertiaire. Bien d'autres propagations semblables de lignées gondwaniennes orientales, actuellement localisées dans les régions tropicales, ont dû se dérouler pendant le Tertiaire, mais sans avoir laissé de traces dans l'hémisphère septentrional.

Dans l'Afrique chaude quelques petits genres se sont détachés de la

souche des *Termitiphorus*. *Tropeogaster* Jeann. a trois espèces connues des régions de savanes, *deutivornis* Raffr. de l'Abyssinie, *excavatus* Jeann. du nord de l'Élé, *Decorsei* Jeann. de la région du Tchad. D'autre part, des formes termitophiles se sont spécialisées en Afrique australe. *Gasterotropis Peringueyi* Raffr. est commensal du *Termitis triuervius* dans la Colonie du Cap, le *Machadoites termitophilus* Jeann., remarquable par sa très grande taille, sa dépigmentation et l'effacement de sa sculpture, habite les hautes termitières de *Bellicositermes*, dans le sud de l'Angola.

TYRINI. — Groupe immense, comprenant une soixantaine de genres répartis dans toutes les contrées chaudes, mais jusqu'ici très incomplètement révisé. J'y ai toutefois défini deux sous-tribus, *Centrophthalmina* et *Tyrina*, qui constituent deux lignées gondwanienne orientale.

La structure de leurs palpes, à massette réduite et sululée, ainsi qu'un faciès particulier tenant en partie au grand développement de la pubes-



Fig 12 — *Centrophthalmus acutispina* Raffr., de l'Abyssinie ($\times 20$) (Tyrini) — b. palpe maxillaire droit.

cence, caractérisent nettement les *Centrophthalmina*, qui semblent bien être postjurassiques. Le genre *Centrophthalmina* Raffr. est spécial à la Malaisie, mais les trois genres très voisins, *Centrophthalmus* Schm.-Göeb., *Camaldus* Fairm., *Centrophthalmosis* Raffr. sont abondamment représentés dans la faune indo-malaise ainsi que dans celle de toute l'Afrique inter-tropicale, peuplant principalement les biotopes steppiques. Des espèces ont passé à Madagascar ; un *Camaldus*, le *C. villosulus* Fairm. subsiste dans l'Afrique du Nord, montrant ainsi que la lignée a peuplé la région saharienne, avant son assèchement. Le *Camaldites gracilis* Jeann. et quelques espèces des trois genres cités ci-dessus ont été pris à la lumière dans la grande forêt congolaise.

Dans la sous-tribu des *Tyrina* prennent place deux genres, *Tyrus* Aubé et *Marellus* Motsch., qui sont encore gondwaniens orientaux.

On connaissait depuis longtemps le genre *Tyrus* comme formé par quelques espèces de la région Orientale, trois paléarctiques et d'autres de l'Amérique du Nord. Une espèce fossile a été décelée dans l'ambre de la Balgique. La découverte récente d'une espèce, *T. (Afrotyrus) glabratus* Jeann., dans le Kivu, complète la distribution gondwaniennne orientale du genre qui se montre maintenant tout à fait analogue à celle des *Tmesiphorus*.

Les espèces sont toujours rares, vivant dans les régions montagneuses, sous les pierres ou les vieilles souches des arbres.

Tout autre est le genre *Marellus* Motsch., localisé dans les régions steppiques de l'Afrique orientale, mais apparenté aux *Subulipalpus* Schauf. de la région Orientale. Les espèces africaines connues, remarquables par leur forme grêle, la longueur des pattes et des antennes et l'étirement des palpes, peuplent la Rhoulésie, le Tanganyika, le Katanga et l'Iluri, l'Abyssinie. Le *M. aegyptiacus* Motsch. vit en Egypte, le *M. biskrensis* Reitt. dans l'Algérie. La lignée est une de celles qui ont dû s'étendre largement autrefois sur la région saharienne.

CONCLUSIONS SUR LES LIGNÉES GONDWANIENNES ORIENTALES. — Dans la faune des Psélaphides de l'Afrique intertropicale, ces lignées sont de beaucoup les plus nombreuses. Toutes ont été primitivement des éléments d'une faune steppique qui couvrait toute la région considérée à la fin du Crétacé et pendant la plus grande partie du Tertiaire.

La plupart de ces lignées se sont propagées dans l'hémisphère septentrional par des migrations transméditerranéennes qu'il faut placer au Miocène et qui ont été favorisées par le climat chaud régnant sur le nord de l'Europe pendant les premières périodes du Tertiaire. Beaucoup forment encore un fonds important de la faune paléarctique actuelle. Mais certains exemples, comme ceux fournis par les *Tmesiphorus* et *Tyrus*, dont des représentants fossiles sont connus de l'ambre de la Balgique, montrent que bien des lignées actuellement confinées dans l'Afrique chaude, ont dû avoir la même extension dans la région paléarctique, mais s'y sont éteintes.

En Afrique, des lignées gondwaniennes orientales se sont adaptées au climat désertique (*Ctenistes*, *Marellus*). La plupart des espèces ont survécu dans les régions de savanes, trouvant toutefois dans les galeries forestières des conditions particulièrement favorables à leur développement.

L'extension de la grande forêt équatoriale, qui s'est installée au Pliocène, a influencé les espèces steppiques de façon diverse. Certaines ont reculé devant l'envahissement du régime forestier, et il s'est produit des répartitions discontinues de groupes d'espèces, comme les *Oetomicrus* s. str., les *Coryphomus*, les *Odontalgus* à antennes bicolorés, qui sont aujourd'hui

d'hui reléguées d'une part à Zanzibar, d'autre part dans l'ouest africain. D'autres ont survécu, à l'état sporadique, dans certains biotopes de la grande forêt. Il est même remarquable que des genres entiers s'y sont individualisés. C'est le cas d'*Acamaldes* Reitt. et *Ghesquierites* Jeann. (*Bryatini*), d'*Adlastulus* Raffr. et *Exechophyes* Jeann. (*Batrisiini*), de *Cumaldites* Jeann. (*Tyrini*). Tous ces genres forestiers ne sont malheureusement connus que par des exemplaires capturés à la lumière, souvent d'ailleurs en nombre prodigieux.

Enfin ce n'est certainement pas un effet du hasard si presque tous les Psélaphides découverts par R. PAULIAN dans des sols suspendus en haut des plus grands arbres de la Réserve du Banco, en Côte d'Ivoire, relèvent de lignées gondwaniennes orientales. *L'Auchenotropis Pauliani* Jeann. (*Tanypleurini*), le *Microbatrisodes arboricola* Jeann. et le *Coryphonus denticollis* Jeann. (*Batrisiini*) sont tous des éléments de lignées gondwaniennes orientales répandues dans les régions steppiques.

Ces sols suspendus explorés par R. PAULIAN au Banco, jusqu'à 45 m. de hauteur sur les grands arbres de la forêt, sont constitués par des amas d'épiphytes et des accumulations d'humus souvent très profondes à l'aiselle des plus hautes branches. Il s'agit de biotopes particuliers, très peuplés, fréquentés par les Termites et les Fourmis. PAULIAN a constaté dans ses recherches que le peuplement de la voûte de la forêt est bien différent de celui du sol; le premier est une prolongation de celui des clairières. Or les sols suspendus font partie de la voûte et l'observation de PAULIAN se trouve confirmée par le fait que les Psélaphides recueillis sont tous des éléments de faune steppique. Sans doute ces biotopes aériens ont-ils été des sortes de refuges où se sont conservées certaines espèces qui peuplaient les savanes avant l'installation de la grande forêt.

Cette constatation est intéressante, car elle laisse entrevoir l'hypothèse que tous les Psélaphides gondwaniens orientaux d'origine steppique qui ont survécu dans la grande forêt équatoriale et ne sont connus que par d'innombrables individus capturés à la lumière, pourraient peut-être provenir de biotopes aériens. Mais ce n'est ici qu'une supposition, en attendant que des recherches soient faites, avec un outillage approprié, en haut des arbres de la grande forêt congolaise.

LES LIGNEES AFRICAINES

Si les lignées africano-brésiliennes et gondwaniennes orientales se sont individualisées sur deux centres d'évolution, aux deux extrémités de l'im-mense continent qu'était l'Inabrsie du Crétacé, il n'est pas douteux que d'autres lignées ont eu leur origine sur l'Afrique même, mais celles-ci pendant le Tertiaire, après la formation de l'océan Atlantique et l'isolement de Madagascar, car le propre de ces lignées est d'être restées strictement con-

finées sur le continent africain. Ces lignées africaines sont encore des éléments de faune steppique.

Les unes se sont individualisées dans la région tropicale et sont actuellement surtout réparties dans les steppes de l'Afrique orientale, et leur répartition est comparable à celle des Carabiques, *Anthia* et *Graphipterus*. D'autres, par contre, sont originaires de l'Afrique australe et l'histoire de celles-ci sera examinée dans le chapitre suivant.

BATRISINI. — C'est surtout dans cette tribu des Psélaphides que se trouvent des endémiques africains. Des trois sous-tribus représentées sur le continent, on a vu que les *Batrisina* étaient formés de lignées, les unes africano-brésiliennes, les autres gondwaniennes orientales, mais les *Oropygina* et les *Trabisina* sont strictement africains, probablement d'ailleurs tous xénophiles.

Le fait que leurs élytres sont généralement trifavéolés les rapproche davantage des *Batrisina* africano-brésiliens, mais il n'existe aucune espèce sudaméricaine qui puisse leur être rattachée.

Les *Oropygina* sont d'étranges Psélaphides, souvent de très grande



Fig. 13. — *Connodontus acuminatus* Ruffr., de l'Abyssinie ($\times 16$) (*Batrisini*).
Espèce inféodée aux *Bellicositermes*.

taille, dont l'abdomen a conservé une structure très primitive, comparable à celle des Slaphyllinides. Les segments ne sont pas contractés, le pygidium est resté tubuleux. D'autre part les tarsi portent une épine parangéate très développée, presque aussi robuste que l'ongle lui-même, ce qui donne à leurs tarsi un aspect biongulé.

Connodontus Ruffr. et *Xenopygia* Jeann. sont tous deux formés d'espèces

termitophiles, connues de l'Abyssinie, du Kivu, des environs de Stanleyville et de Dundo. Les *Connodontus* semblent tous inféodés aux Termites supérieurs du genre *Bellicositermes*, mais l'hôte du *Xenopygia Raignieri* Jeann., de Stanleyville, n'a pas été déterminé.

Le *Xenobatrissus myrmicariae* Wasm. est fréquent dans les nids souterrains des *Myrmecaria natulensis* et accompagne ces Fourmis dans leurs colonnes. Répandu dans les environs de Stanleyville et dans l'Ituri, il a aussi été signalé du Cameroun, à Douala. Il est curieux que l'espèce ne soit pas strictement inféodée aux *Myrmecaria*, car deux femelles ont été trouvées par BURGEON dans une colonne d'*Anomma*, à Moto, dans l'Ituri.

Quant aux deux genres *Conopygidia* Jeann. et *Pachyopygidia* Jeann., le premier du Katanga, le second de Dundo, ce sont d'extraordinaires Insectes assurément xénophiles, mais dont l'hôte n'est pas connu. Le *Pachyopygidia alifera* Jeann. a été découvert sous l'écorce d'un grand arbre, sans doute au voisinage de quelques Termites.

On est bien moins fixé sur le mode de vie des *Trabisina*, dont les genres sont nombreux dans toutes les régions steppiques de l'Afrique intertropicale, depuis l'Abyssinie jusque dans l'Angola, le Gabon, le Cameroun et la Côte d'Ivoire. La plupart des espèces sont décrites sur des individus isolés pris à la lumière, mais quelques-unes ont été capturées soit en compagnie de Termites, soit avec des Fourmis voyageuses. Les *Trabisus* Raffr. et *Probatrissus* Raffr. sont nombreux dans les savanes orientales, les *Apobatrissus* Raffr., *Neotrabisus* Jeann. et *Trabisosteus* Jeann. plutôt localisés dans l'ouest de l'Afrique intertropicale. Tous ont les élytres nettement trifovéolés. Mais le genre *Trabisotus* Jeann., le seul de la sous-tribu dont les élytres sont bifovéolés, est représenté au Cameroun et aux environs de Stanleyville, où ses espèces pullulent dans les nids et les colonnes des *Myrmecaria*.

LES LIGNEES D'ORIGINE AUSTRALE

Il existe dans la faune intertropicale un certain nombre de Psélaphides manifestement dérivés de souches originaires de l'Afrique australe. Les uns sont de véritables endémiques africains; d'autres appartiennent à des genres relevant de lignées gondwaniennes orientales qui se sont individualisés de bonne heure sur l'Afrique australe. Tous se sont propagés vers le nord pendant le Tertiaire et cette migration est intéressante à considérer.

Les souches de ces lignées australes ont certainement vécu sous un climat froid, tempéré ou même subpolaire, au début du Tertiaire. Il y a donc tout lieu de penser que leur propagation vers le nord se soit produite aux époques du plus grand refroidissement du continent, c'est-à-dire au Pliocène et pendant les périodes glaciaires. On sait qu'alors des lignées orophiles australes, les Carabiques du genre *Plocamotrechus* Jeann., les *Cutoptidae* du genre *Oritocatops* Jeann. et bien d'autres, se sont propagés le long

des jeunes chaînes méridiennes de l'Afrique orientale jusque sous l'équateur et subsistent aujourd'hui relégués sur les plus hauts sommets. Les Psélaphides austraux n'ont pas pris part à cette migration le long des montagnes ; mais beaucoup se sont largement répandus dans les steppes, et sans doute le réchauffement du climat actuel les a-t-il décimés. Il en reste aujourd'hui dans l'Afrique orientale, sur l'Abyssinie, dans les forêts froides du pied des hautes montagnes, mais dans l'ensemble leur limite septentrionale actuelle se situe environ sur la latitude du nord de l'Angola et du sud du Congo Belge.

TROGASTRINI. — J'ai rapproché sous ce nom deux sous-tribus (*Psel. Afr. or.*, p. 75). Celle des *Trogastrina* s. str. groupe des genres australiens et néozélandais (*Mesoptatus* Raffr., *Adalmus* Raffr.) avec un autre sudaméricain (*Rhexius* Lec.). Le genre *Oropus* Casey vit en Californie et les *Trogastrer*



Fig. 14. — Carte de la répartition du genre *Raffrayia* Reitt. (*Trogastrini*).
En marge : *Raffrayia trogliphila* Jeann., de la grotte de Kakontwé (× 28).

Sharp sont localisés en Europe, sur les restes de la Tyrrhénide. La sous-tribu représente une très vieille lignée paléantarctique dont certains éléments ont atteint la région méditerranéenne. D'autre part, les *Raffrayina*, tous sudafricains, se sont détachés de la souche primitive au Jurassique inférieur, en même temps que les *Catopides* de la tribu sudafricaine des *Oritocatopini* s'est isolée des *Agrylodini* paléantarctiques (*La Genèse des jaunes terrestres*, p. 324).

Les *Raffrayina* sont aujourd'hui représentés par deux genres, *Dalmina*

Raffr. est resté localisé sur l'Afrique australe : *Raffrayia* Reill., qui a développé sur les articles antennaires des couronnes d'apophyses boutonnées très caractéristiques, est représenté par une trentaine d'espèces très diverses sur l'Afrique australe et quelques-unes dans l'Afrique intertropicale.

D'après RAFFRAY et PÉRIGNY, les *Raffrayia* d'Afrique australe se trouvent surtout au pied des arbres, dans le sol et sous les débris végétaux. Les espèces de l'Afrique intertropicale semblent ne survivre que dans des stations de refuge. Les deux *R. elgonica* Jeann. et *R. antennata* Raffr., très voisins, sans doute même simples sous-espèces, sont caractérisés par la forme quadrangulaire de la capsule basale de l'édéage. Le premier vit dans les débris végétaux de la forêt de l'Elgon, à 2.400 m. d'altitude et a été retrouvé dans l'Ituri, près du lac Albert ; le second a subsisté en Abyssinie, sur les hauts plateaux de l'Umanen. Trois autres espèces se distinguent nettement par la forme triangulaire de la capsule basale de l'édéage. Les *R. Machadoi* Jeann. et *R. obesa* Jeann. ont été trouvés dans les débris végétaux du sol de galeries forestières de l'Angola, le *R. troglodyta* Jeann. pullule par centaines d'individus dans le sol humide d'un biotope particulièrement froid, dans la grande grotte de Kakontwé, au Katanga (*Psel. Congo Belge*, p. 17) ; il y est étroitement localisé mais ne présente aucun caractère d'évolution souterraine.

D'autres Pselaphides de l'Afrique intertropicale appartiennent encore à des lignes australes ; mais celles-ci dérivent de groupes gondwaniens orientaux.

EUPLECTINI. — Les deux genres *Anoplectus* Raffr. et *Asymoplectus* Raffr. s'écartent de tous les autres genres africains de la tribu par le très grand développement du style gauche de l'édéage (*Psel. Afr. or.*, p. 52). Tous deux sont représentés dans l'Afrique australe, le second par une dizaine d'espèces. Un *Anoplectus*, *A. elgonicus* Jeann., occupe le même biotope de la forêt de l'Elgon que le *Raffrayia elgonica* ; le genre *Asymoplectus* n'a donné trois espèces dans l'Afrique chaude : *A. irregularis* Raffr. est connu du Masbounaland ; *A. antennatus* Raffr. vit sur les hauts plateaux de l'Umanen, comme le *Raffrayia antennata* ; enfin l'*A. Machadoi* Jeann. n'est pas rare dans le sud de l'Angola, à Tchivinguivo.

CTENISTINI. — J'ai signalé ci-dessus, à propos de cette tribu gondwaniennne orientale, que le genre *Ctenisomimus* Raffr. s'était spécialisé sur l'Afrique australe. Son ancienneté est assez grande pour qu'il ait pu passer à Madagascar. Une espèce, *C. angolanus* Jeann., a été gagnée le sud de l'Angola, où M. de BARROS MACHADO l'a recueillie à Boca du Humpala.

LA FAUNE FORESTIERE

On a vu précédemment que des espèces de genres faisant partie de lignées africano-brésiliennes et gondwaniennes orientales se sont accommodées du régime forestier. L'hypothèse a été émise que ces espèces de lignées steppiques pourraient peut-être vivre en forêt dans les biotopes aériens de la voûte. Mais le fait que des genres entiers sont spéciaux à la grande forêt équatoriale impose l'idée que ceux-ci doivent être bien plus anciens que le Pliocène, époque à laquelle la forêt actuelle s'est constituée.

Il est bien probable que ces genres forestiers ont jadis vécu dans les forêts tertiaires qui ont précédé la forêt équatoriale actuelle. A l'Oligocène et jusqu'à la fin du Miocène, la zone équatoriale couvrait le Sahara. Lorsque la grande forêt du Pliocène s'est étendue depuis la Malaisie sur toute la zone équatoriale africaine, des lignées tertiaires venues du nord l'ont sans doute colonisée, en même temps que des lignées indo-malaises effectuaient leur migration de l'est vers l'ouest.

Cette hypothèse explique non seulement l'existence de genres particuliers dans le bloc forestier actuel, qui ne date que du Pliocène, mais aussi qu'il s'y trouve des lignées dont l'origine est incertaine ou même dont celle-ci se révèle comme extrêmement ancienne. Parmi ces très vieilles lignées se placent des *Tanypleurini* et les deux tribus des *Machadoini* et *Cyathigerini* ; les lignées indo-malaises récentes sont celles des *Hybocephalini*.

TANYPLEURINI. — Dans cette tribu, dont les souches ont peuplé toute l'étendue de l'Inabrésie, se place le genre *Globosulus* Jeann., étroitement localisé dans la grande forêt congolaise et les galeries forestières de l'extrême nord de l'Angola. Ces très petits Psélaphites, remarquables par leur forme globuleuse qui les fait ressembler à des Corylophides et dont la



Fig. 15. — *Globosulus cavifrons* Jeann., mâle, de Dundo ($\times 40$) (*Tanypleurini*).

structure du pronotum et des élytres est insolite, s'apparentent aux *Globa* Raffr. de l'Amérique du Sud et sont sans doute un reste d'une très vieille lignée africano-brésilienne. Mais à l'opposé de tous les représentants de lignées ayant cette origine, les *Globosulus* sont strictement silvatiques. Les espèces de l'Angola, dont le mode d'existence est connu, se tiennent dans les débris végétaux du sol des galeries forestières. Toutes celles vivant dans la grande forêt congolaise ont été prises à la lumière.

CYATHIGERINI. — Ce sont encore de très petits Psélaphides, très remarquables par la fusion presque totale de leurs segments abdominaux et surtout par la structure de leurs antennes, dont le dernier article, énorme et transverse, a une forme en marleau chez les femelles et est le plus souvent évidé en large cupule chez les mâles. Toutes les espèces sont aptères ou brachyptères, en tous cas incapables de voler. La tribu doit être placée auprès de celle des *Hybocephalini*, dans la section des Psélaphites macroscélides.

Comme les *Hybocephalini*, les *Cyathigerini* étaient connus depuis longtemps de l'Indo-Malaisie. Deux espèces ont été découvertes en Afrique,



Fig. 16. — *Cyathigerodes Machadoi* Jeann., de Dundo ($\times 24$) (*Cyathigerini*). a et b, mâle ; c, antenne droite de la femelle.

Delamarei Jeann. dans la forêt du Banco, en Côte d'Ivoire, *Machadoi* Jeann. à Dundo, dans l'Angola. Le fait qu'il s'agit d'espèces aptères, confinées dans les débris végétaux du sol, explique qu'on n'en ait pas encore rencontré d'autres dans le Congo Belge, où elles doivent certainement exister.

J'avais pu supposer tout d'abord (*Psél. Congo Belge*, p. 13) que les *Cyathigerini* aient fait partie des lignées indo-malaises venues en Afrique au Pliocène. Une révision récente (*Psél. de l'Angola*) m'a montré qu'il n'en est rien. J'ai été conduit à répartir les espèces de l'ancien genre *Cyathiger* King dans plusieurs genres, caractérisés à la fois par le nombre d'articles des antennes et la structure des édéages. Le genre *Cyathiger* s. str. n'a plus aujourd'hui qu'une seule espèce, *C. punctatus* King, des Blue Mountains, en Australie ; les genres *Paracyathiger* Jeann. et *Deniccyathiger* Jeann. sont

spéciaux à la Malaisie et la Nouvelle-Guinée ; les deux espèces africaines forment le genre *Cyathigerodes* Jeann.

Or, le genre africain n'a pas de parenté directe avec les deux genres malais, tandis qu'il est manifestement allié au *Cyathiger* de l'Australie. On ne peut donc pas le considérer comme un rameau venu de la région Orientale avec l'extension pliocène de la grande forêt équatoriale. En réalité, *Cyathigerodes* paraît bien être une relique d'une très vieille lignée préjurassique, antérieure aux premières cassures de l'Insubrie. C'est, comme on le voit, un élément forestier très ancien.

MACHADOINI. — Une des plus remarquables découvertes de M. de BARROS MACHADO dans l'Angola est assurément celle des deux genres *Machadous* Jeann. et *Barrosellus* Jeann., pour lesquels j'ai dû créer une tribu nouvelle. Ce sont de très petits Insectes, aptères, sans trace d'yeux, que leur forte sculpture fait ressembler, par convergence, à certains Curculio-

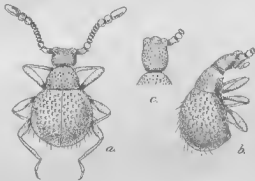


Fig. 17. — *Barrosellus sphaeroides* Jeann. de Dundo ($\times 32$) (Machadoini).
a., face dorsale ; b., profil ; c., tête, face dorsale.

nides endogés de la région méditerranéenne, comme les *Troglorrhynchus* ou les *Raynondionymus*. Leurs caractères les rapprochent du *Hybocephali*, mais avec des différences fondamentales tenant à la forme du crâne et à celle des antennes qui sont géciculées. Les deux *Machadous punctatus* Jeann. et *M. cribratus* Jeann., ainsi que le *Barrosellus sphaeroides* Jeann. ont été recueillis dans les détritux végétaux du sol de galeries forestières aux environs de Dundo, mais sont certainement des endogés. Sans doute, d'autres représentants de la tribu seront-ils découverts dans la grande forêt congolaise, lorsqu'on y effectuera des recherches appropriées.

Il s'agit certainement, ici encore, d'une lignée très ancienne. L'état d'évolution des espèces exclut qu'elles soient venues de la Malaisie en Afrique au Pliocène. Mais les affinités que ces *Machadoini* présentent avec les *Hybocephalini* montrent que leurs souches ont dû se différencier en Afri-

que en même temps que celle des *Hybocephalini* sur le massif malais. Il ne peut pas être question ici de grande lignée gondwanienne orientale comme celles qui ont été étudiées ci-dessus. On est plutôt en présence de deux groupes qui se sont individualisés séparément en deux points éloignés de l'ancienne Inabresie. On va voir maintenant que la migration pliocène des *Hybocephalini* a conduit ceux-ci dans les biotopes occupés auparavant par les *Machadoini*.

HYBOCEPHALINI. — Il s'agit ici d'espèces allées, toujours attirées en nombre par les lumières. A l'exception de trois genres localisés à Bornéo et à Singapour, tous ceux déjà décrits de la Malaisie ont été retrouvés dans la grande forêt africaine. Ces genres, au nombre de cinq, groupent déjà une vingtaine d'espèces connues d'Afrique. Les espèces vivent dans les

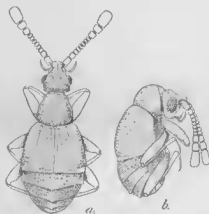


Fig. 18. — *Filigerodes verrucosus* Jeann., de Bamania ($\times 32$) (*Hybocephalini*).
a., face dorsale ; b., le même, de profil, replié dans l'attitude de repos.

débris végétaux du sol des galeries forestières, dans le nord de l'Angola ; toutes celles décrites des environs de Léopoldville et des stations d'Eala, Bamania et Flandria, dans la province de l'Equateur, au Congo Belge, l'ont été d'après de très nombreux exemplaires pris à la lumière.

Filigerinus Jeann., sans doute identique à *Hybocephalus* Schauf., genre très insuffisamment décrit de l'Indo-Malaisie, est représenté par deux espèces dans la forêt congolaise. Il a laissé dans l'Abyssinie, sur le mont Aladjé et à Addis-Abeba, une relique endogée, *F. vestitus* Raffr., qui jalonne la voie suivie par la lignée dans sa migration vers l'ouest, lorsque l'Abyssinie était encore couverte par la grande forêt. *Filiger* Schauf., dont les espèces sont nombreuses dans la région Orientale, a donné six espèces à l'Afrique. *Filigerodes* Jeann., qui en est voisin, n'est jusqu'ici connu que de la forêt congolaise.

Mestogaster Schm.-Göeb. et *Apharina* Reitt. sont encore deux lignées parallèles d'*Hybocephalini*, depuis longtemps connues de l'Indo-Malaisie. Le *Mestogaster gibbicollis* Jeann. a été pris à la lumière, à Eala, le *M. angolanus* Jeann. au sol, à Dundo. Quant au genre *Apharina*, nombreux en espèces dans les forêts indo-malaises, il est actuellement connu par six espèces réparties dans la forêt congolaise et à Dundo.

Dans tous ces genres, les espèces africaines ne diffèrent des indo-malaises que par de légers caractères. L'absence complète de divergences génériques chez les *Hybocephalini* d'Afrique confirme que leur isolement est très récent, ne datant que du Quaternaire.

LE PEUPEMENT DES HAUTES MONTAGNES

Dans mon livre sur les « Hautes montagnes d'Afrique » (1950), j'ai montré que le peuplement végétal des hautes altitudes de l'Afrique orientale était formé de lignées de trois origines bien différentes. L'*Ericetum* de la zone subalpine est constitué par un mélange d'espèces originaires de la région méditerranéenne, ayant accompagné la grande Bruyère blanche, *Erica arborea*, avec d'autres venues de l'Afrique australe, formant cortège aux *Philippia* et aux *Neltychrysum*. L'une et l'autre de ces deux migrations ont largement dépassé l'équateur dans les deux sens. D'autre part, les endémiques si remarquables, *Senecio* arborescents et *Lobelia* géantes qui peuplent toutes les altitudes élevées jusqu'à 4.500 m., dérivent de souches originaires de la très vieille chaîne du Ruwenzori, qui se sont dispersées dans toute la région montagneuse pendant le Glaciaire. La diversification des espèces actuelles résulte de l'établissement de climats particuliers sur les massifs montagneux isolés et de la répartition altitudinale des colonies de ces végétaux.

Le peuplement entomologique des hautes montagnes s'est fait par des migrations comparables. Les *Trechus*, d'origine méditerranéenne, ont suivi la route de la Grande Bruyère blanche. Ils se sont propagés du nord vers le sud le long des forêts et subsistent aujourd'hui dans l'Abyssinie, sur l'Elgon et le mont Méru, c'est-à-dire sur les montagnes de climat relativement sec. Les *Plocamotrechus* et les *Oritocatops* ont accompagné la migration des *Philippia* ; encore abondants dans l'Afrique australe, ils ont atteint les hauts sommets équatoriaux, où les espèces actuelles des *Plocamotrechus* se sont maintenues surtout sur les plus humides, sur le Ruwenzori, le Kenya et l'Aberdare. D'autre part, toutes les hautes montagnes ont été colonisées par des lignées autochtones, venues des steppes environnantes, et une des plus typiques est celle des *Carabomorphus* et *Orinodromus* qui peuplent le système de la Rift Valley.

Sur toutes ces hautes montagnes de l'Afrique orientale, il n'existe aucun Psélaphide qui relève de lignées venues de la région méditerranéenne ou

de l'Afrique australe, par conséquent comparables à celles des *Trechus* ou des *Plocamotrechus*. Tous appartiennent à des genres autochtones. Ils n'ont d'ailleurs guère colonisé que la zone des forêts, n'atteignant que rarement l'*ericetum* subalpin.

On ne connaît absolument aucun Psélaphide de la chaîne du Ruwenzori. Sans doute, cette déficience ne tient-elle pas seulement à la pauvreté des récoltes effectuées jusqu'ici par les missions qui ont exploré le massif. Les invraisemblables hourbiers constitués par les accumulations de Mousses et de Lichens qui recouvrent la terre ferme sur des mètres d'épaisseur, ne sont pas des biotopes favorables pour des Psélaphides. Si ces Insectes existaient en quelque endroit de cette très ancienne chaîne de montagnes, ce seraient sans doute des types orophiles très particuliers et ceux-ci se seraient vraisemblablement propagés sur les grands volcans de la Rift Valley, ainsi que les *Senecio* et les *Lobelia*. Mais nos recherches, pourtant si minutieuses sur le Kenya, n'ont guère fait connaître que le *Jeannelia* Raffr. qui puisse être dans ce cas.

La faune humicote des grands volcans du Virunga n'a jamais encore été explorée. Peut-être trouvera-t-on des Psélaphides dans la zone des forêts des volcans éteints, comme le Karisimbi et ceux du groupe oriental. Les seuls connus proviennent des pentes du Nyamuragira, volcan actif et par conséquent très jeune. Ce sont trois espèces de *Batrisini*, découvertes vers 1.800 m. d'altitude : *Ruacorites Wittei* Jeann., *Eleodimerus Burgeoni* Jeann., *Exallus grandipalpis* Jeann. Tous trois relèvent de lignées steppiques et n'ont aucun caractère orophile ; tous trois aussi sont des *Batrisina* trifovéolés, c'est-à-dire de groupes africano-brésiliens.

La faune des hautes montagnes du système de la Rift Valley est bien mieux connue. Les Psélaphides y sont presque tous des représentants de lignées gondwaniennes orientales.

Les quelques espèces de groupes africano-brésiliens sont encore ici des *Batrisina* trifovéolés ; on les voit s'élever à très hautes altitudes. Ce sont d'abord des *Syrbalus*, avec le *S. laticeps* Jeann. à 2.600 m. sur l'Aberdare, le *S. monstruosus* Jeann. à 2.400 m. sur l'Elgon et le *S. unicornis* Raffr. à 3.200 m., dans la prairie subalpine du Kilimandjaro. Les deux derniers sont proches parents et se présentent comme des vicariants isolés sur les deux volcans à climat relativement sec du domaine de la Rift Valley. D'autre part, les terriers des Rats-Taupes de l'Elgon sont peuplés par des *Clarthrinus* et suivent ces Rongeurs depuis la base de la montagne jusqu'à 3.500 m. dans l'*ericetum*. La faune des terriers des Rats-Taupes du versant oriental du Kenya et du Kilimandjaro n'a malheureusement pas été explorée ; il est bien probable qu'elle fera connaître d'autres *Clarthrinus*.

L'analyse des Psélaphides gondwaniens orientaux des hautes montagnes bordant la Rift Valley met en évidence un certain nombre de faits intéressants.

La lisière inférieure de la forêt de l'Elgon, sur le versant oriental domi-

nant les plateaux du Laikipia, s'est montrée très riche en Psélaphides. Ses biotopes humides ont été des stations de refuge où des lignées très diverses se sont mêlées. Ils sont en effet peuplés à la fois d'espèces venues des steppes environnantes (*Pselaphus elgonicus* Jeann., *Centrophthalmus crassus* Jeann.), de reliques de lignées d'origine australe (*Anoplectus elgonicus* Jeann., *Raffrayia elgonica* Jeann.) et d'espèces de caractère plus nettement orophile (*Bibloporellus microphthalmus* Jeann., plusieurs *Euplectus*). Ces biotopes mis à part, on voit que toutes les espèces qui se sont installées dans la zone des forêts sur les divers massifs, depuis la base jusqu'à 3.000 m. sont des Faronites et des Psélaphites des deux genres *Euplectus* Leach et *Arthromelus* Jeann.

Parmi les Faronini se place l'*Octomicrus* (*Octomicrellus*) *angustatus* Raffr., entogé dans la forêt à *Podocarpus* du mont Kénya. On sait que les autres espèces du sous-genre *Octomicrellus* vivent à basse altitude dans la Côte d'Ivoire et les galeries forestières de Dundo, dans l'Angola. Bien



Fig. 19. — *Jeannelia microphthalmalma* Raffr., mâle, du Kénya ($\times 45$) (*Psydicerini*).



Fig. 20. — *Euplectus Leleupi* Jeann. de la Kisanga ($\times 32$) (*Euplectini*).

plus remarquable est le *Jeannelia microphthalmalma* Raffr., entogé à 2.800 m. dans la forêt de Bambous du Kénya et à 3.000 m. dans l'*ericetum* de l'Aberdare. Quoique allié à *Zethopsinus*, ce *Jeannelia* se présente comme un genre très ancien. Si l'hypothèse émise ci-dessus qu'il puisse exister de vieilles lignées orophiles comparables à celles des *Senecio* arborescents et des hautes *Lobelia*, c'est-à-dire survivantes de la faune tertiaire du Ruwenzori, le *Jeannelia microphthalmalma* pourrait bien être une de celles-là.

Les *Euplectus* orophiles forment un petit groupe très homogène, celui de *fasciculatus*. On n'en connaît aucun de l'Aberdare, mais l'*E. fasciculatus* Raffr. vit à 2.400 m., dans la forêt du Mau Escarpment qui fait vis-à-vis

à l'Aberdare de l'autre côté de la Rift Valley. Le mont Kénya a fourni deux espèces dans les forêts inférieures, *E. sulcicollis* Raffr. et *E. trifoveatus* Jeann., une dans la zone des Bambous, à 2.800 m. (*E. dubius* Raffr.), une autre enfin à 3.500 m., dans l'*ericetum* ; et *E. altipeta* Raffr., très remarquable par ses caractères morphologiques, est l'espèce du genre qui s'élève le plus haut en Afrique.

Deux espèces d'*Euplectus* sont connues de la limite supérieure de la forêt du Kilimandjaro, à 2.800 m. d'altitude au Bismarkhügel. Ce sont les *E. cuviceps* Raffr. et *E. montanus* Raffr. Ce dernier est étroitement apparenté à *E. elgonicus* Jeann. de la forêt de l'Elgon. Et cette affinité doit être comparée à celle des deux *Syrbatus unicorais* Raffr. et *monstruosus* Jeann. dont il a été question plus haut. Elle montre que, comme pour les *Senecio* arborescents, les deux massifs de l'Elgon et du Kilimandjaro, à climat bien plus sec que celui du Kénya dont la situation géographique est intermédiaire, ont conservé des espèces proche parentes sous l'influence du même climat local.

Le genre *Arthromelus* Jeann. est enfin le seul des Psélaphites, avec *Euplectus*, qui ait atteint le haut des forêts. On n'en connaît toutefois qu'une seule espèce, représentée par deux sous-espèces, l'une sur le Kénya, l'autre sur le Kilimandjaro. L'*A. sinuatipes* Raffr. occupe la forêt de Bambous du Kénya, à 2.800 m., sa sous-espèce *dubius* Raffr. la limite supérieure de la forêt du Bismarkhügel, à la même altitude sur le Kilimandjaro.

Quant à l'Abyssinie, sa faune de Psélaphides est complexe. Elle est formée par des lignées steppiques diverses, africano-brésiliennes ou gondwaniennes orientales, largement répandues dans toute l'Afrique intertropicale. Quelques reliques méditerranéennes, comme le *Brachygluta foveiventris* Raffr. du Bogos, et le *Psélaphogenius Scotti* Jeann. du Gughé, et des reliques forestières, comme les deux *Eleodimerus* du Chillalo et Gughé ou le *Fitigerinus vestitus* Raffr., endogé connu du mont Aladjité et d'Addis Abeba, donnent un aspect assez particulier à la faune des hauts plateaux. Mais on ne sait absolument rien des espèces qui doivent peupler les plus hauts sommets, ceux du Seméne, du Tchokke ou du Lasta.

Comme on le voit, les Psélaphides n'apportent qu'une faible contribution à la connaissance du peuplement des hautes montagnes dont la surrection date de la fin du Tertiaire. Aucune lignée paléarctique ni australe n'a pris part aux longues migrations vers l'équateur accomplies par les Végétaux et certains Insectes. Tous les Psélaphides orophiles connus sont autochtones. Parmi eux, seul le *Jeannelia microphthalma* paraît être un survivant de la faune montagnarde tertiaire. Tous les autres sont des colons récents et le genre *Euplectus* Leach paraît être le seul qui ait pris part à cette colonisation des jeunes montagnes avec quelque envergure.

L'ÉVOLUTION SOUTERRAINE

Un assez grand nombre de Psélaphides ont été découverts dans les grottes du Katanga et du Bas-Congo par N. LELEUP. Il s'agit, dans presque tous les cas, d'espèces troglodéennes qui se retrouveront à l'extérieur.

Le plus remarquable de ces troglodéennes est le *Raffrayia troglodéenne* Jeann. de la grotte de Kakontwé, dans le Katanga. Cette caverne, située près de Jadotville, s'ouvre au fond d'une doline de 25 m. de profondeur, par un orifice bas qui donne accès à de vastes salles descendantes, remplies d'éboulis et au fond desquelles s'étend une nappe d'eau. L'entrée de la grotte, au fond de la doline, présente un sol argileux, très profond et humide, et constitue un biotope restreint, à demi éclairé et très froid, où la température, de 12° C à dix centimètres de profondeur dans le sol, contraste avec celle bien plus élevée (25° C) des salles profondes et celle de l'extérieur.

Plusieurs espèces de divers genres ont été recueillies par N. LELEUP dans ce biotope particulièrement froid ; mais celles-ci en petit nombre d'individus. Par contre, le *Raffrayia troglodéenne* y pullule par centaines d'individus. On a vu ci-dessus que ce *Raffrayia* est une des espèces de lignées australes qui ont émigré en Afrique chaude pendant le Tertiaire ; il a trouvé dans la grotte de Kakontwé un biotope de refuge, où il s'est maintenu localisé, mais sans éprouver de modifications produites par le milieu souterrain. Tout au plus ai-je constaté que ses ocelles frontaux tendent à disparaître.

On ne peut vraiment parler d'évolution souterraine qu'à propos des *Barycini* du genre *Baryx* Jeann., découverts par N. LELEUP dans les grottes de la région de Thysville, dans le Bas-Congo. Trois espèces ont été isolées dans un sous-genre particulier, *Speobaryx* Jeann. Ces espèces peuplent les salles profondes des grottes, où on les trouve çà et là sous les pierres ; elles présentent de plus des caractères en rapport avec le milieu souterrain ; leur forme est grêle, les yeux sont notablement réduits, les ailes sont atrophiées, les membres allongés. Il semble qu'on soit ici en présence de troglodéennes véritables, mais encore bien peu évoluées, certainement récentes, nullement comparables aux « fossiles vivants » des cavernes méditerranéennes.

Si le domaine cavernicole de l'Afrique intertropicale n'abrite pas de biotes très évolués, il n'en est pas de même du domaine endogé. D'assez nombreux Psélaphides se sont enfoncés dans les fentes profondes du sol, perdant leurs yeux et acquérant des caractères particuliers. Toutes ces espèces endogées appartiennent d'ailleurs à des lignées très anciennes ; ce sont des Faronites et des Psélaphites des deux tribus des *Hybocephalini* et *Machadoini*. Le peu qu'on en connaît actuellement fait penser que le nombre des espèces décrites doit être bien inférieur à la réalité.

On a vu que le *Filigerinus vestitus* Raffr. (*Hybocephalini*) des hauts plateaux abyssins est une relique endogée d'une lignée forestière venue de l'Indo-Malaisie au Pliocène. Le *Jeauelia microphthalma* Raffr. (*Pygidicerini*), que j'ai découvert sur le Kénya et l'Aberdare, n'a été mis à jour qu'en déchaussant à la pioche de très grosses pierres profondément enfoncées dans le sol. Mais c'est par des recherches en surface, en lamisant les débris végétaux très humides des galeries forestières du nord de l'Angola, que M. de BARRAS MAGUANO a découvert quelques rares individus des deux genres de *Machadoini*, du genre *Leptomierus* Jeann. (*Farouini*) et des genres *Typhlozetus* Jeann. et *Anozozetus* Jeann. (*Pygidicerini*). Il s'agit certainement ici de captures accidentelles, en surface dans des localités particulièrement favorables, d'espèces endogées qui seraient retrouvées en plus grand nombre par les méthodes d'exploration que nous avons employées sur le Kénya. Tout fait croire qu'une faune endogée riche doit exister dans toutes les galeries forestières qui sont des résidus de la grande forêt du Pliocène.

LA XENOPHILIE

On n'a malheureusement que bien peu de renseignements écologiques sur les Pselaphites de l'Afrique intertropicale. Un trop grand nombre ne sont connus que par des captures à la lumière et les recherches systématiques dans les fourmières et les termitières ne sont qu'à peine ébauchées. On peut cependant constater que beaucoup d'espèces doivent être xénophiles, leurs adaptations ayant contribué d'une part à diversifier les formes, d'autre part à les conserver dans la faune actuelle.

Tous les groupes ne sont pas également riches en formes xénophiles. La plupart des tribus sont formées d'espèces strictement humicoles ; mais les *Clavigeritae* sont tous des hôtes des fourmières et, parmi les *Pselaphitae*, ce sont des espèces des *Goniacerini*, des *Batrisini* et accessoirement des *Tinesiphorini* et *Centrophthalmina* qui se montrent plus ou moins inféodés à des Fourmis ou à des Termites.

Tous les *Clavigeritae* tropicaux sont oculés, souvent ailés, et se distinguent en cela des *Claviger* paléarétiques qui sont tous aveugles et passent leur existence entière dans les nids de divers *Lasius*. Les formes tropicales, réparties dans toute la région gondwanienne orientale, se montrent donc plus primitives et leur spécialisation parasitaire est loin d'être aussi étroite que celle des *Claviger*.

Leurs caractères morphologiques ne sont pas aussi développés que ceux des *Claviger*, qui sont de véritables symphiles. Beaucoup d'espèces tropicales n'ont pas de trichomes sur les élytres ou les tergites abdominaux. Lorsque ces organes existent (*Articerodes*), ils n'atteignent jamais l'importance de ceux des *Claviger*. Et l'état relativement primitif des caractères

d'adaptation de ces Clavigérites tropicaux s'accorde avec leur manière de vivre.

D'abord il n'est pas rare que les Clavigérites de l'Afrique intertropicale soient capturés le soir en fauchant les grandes herbes. Ces Insectes sortent donc des fourmilières pour prendre leur vol. D'autre part, les espèces ont adopté des hôles assez divers et celles d'un même genre ne sont pas toujours liées aux mêmes types de Fourmis. Si les *Xenilluandia* Raffr., inféodés aux *Crenastogaster*, paraissent avoir élu domicile de préférence dans les grands nids cartonnés que ces Fourmis bâtissent en haut des arbres, les *Articerodes* de l'Afrique intertropicale (subg. *Pseudoclavigerodes* Reich.) et les *Commatocerus* du sous-genre *Fustigerinus* Reich. sont des hôles régu-



Fig. 21. — *Clavigerodes (Clavigeropsis) breviceps* Jeann., de Camisso (× 20) (*Clavigeritae*).

liers des colonies de petits nids cartonnés que les *Tetramorium aculeatum* disséminent sur les feuilles basses d'arbustes dans des endroits humides. Mais toutes les espèces de ces deux genres n'ont pas ce même hôte. L'*Articerodes (Pseudoclavigerodes) Vimboueni* Jeann. a été trouvé avec un *Cremastogaster* indéterminé dans le Kivu, l'*Articerodes* (s. str.) *syriacus* Saulcy vit avec des *Lasius* en Abyssinie et en Palestine, et le *Commatocerus* (s. str.) *elegantulus* Raffr. est inféodé à l'*Acanthopis copensis*, sur les hautes plaines abyssines, comme d'ailleurs les deux *Clavigerodes* (s. str.) *formicarius* Raffr. et *C. (Clavigeropsis) abyssinicus* Raffr. des mêmes contrées.

Comme on le voit, les Clavigérites, tous oculés, de l'Afrique intertropicale sont loin d'être aussi strictement spécialisés que les *Claviger* paléarctiques. S'ils paraissent tous inféodés à des Fourmis du groupe des *Myrmicitae*, ils ont gardé des mœurs vagabondes; et des genres qui recherchent les nids aériens des *Tetramorium* dans les régions chaudes sont représentés, en Abyssinie, par des espèces qui se sont installées dans les fourmilières souterraines des *Acanthopis* ou même des *Lasius*, ces derniers

étant les hôtes uniquement adoptés par les formes paléarctiques. Il semble bien qu'on soit ici en présence de stades de l'évolution écologique qui aboutit aux *Claviger* à partir des lignées gondwaniennes orientales.

Dans la sous-famille des *Pselaphitae*, quelques cas de xénophilie confirmée sont connus, pas assez toutefois pour qu'il soit permis d'en tirer des observations générales précises. Comme on l'a dit maintes fois ici, un trop grand nombre d'espèces ne sont connues que par des captures à la lumière. Il est possible toutefois de prévoir que certaines lignées doivent fournir un contingent important de formes xénophiles. Les *Goniacerini* africains sont peut-être tous des termitophiles et la grande tribu des *Batrisini* semble réunir des espèces qui recherchent, soit des Termites, soit des Fourmis, mais avec des degrés de spécialisation très divers. En dehors des *Batrisini*, tous les cas de xénophilie paraissent sporadiques.

On ne connaît rien de précis sur les rapports écologiques des Psélaphides termitophiles avec leur hôte. Le *Camptomites termitophilus* Jeann.



Fig. 22. — *Leleupia* (s. str.) *globicephala* Jeann., du Katanga ($\times 20$) (*Batrisini*).
Termitophile sur le massif du Kundelungu, dans des termitières superficielles de *Cubitermes*. — b., tête, de profil.

a été pris, au Banco, dans une termitière de *Hemitermes evuncifer* var. *heterocera* Silv. De petites termitières superficielles d'un *Cubitermes* indéterminé, dans le Katanga, ont donné à LELEUP une série d'espèces, dont le *Leleupites termitophilus* Jeann. (*Goniacerini*), l'extraordinaire *Leleupia globicephala* Jeann. (*Batrisini*) et deux *Camaldis* (*Centrophthalmina*). Quant aux hautes termitières des *Bellicositermes*, elles sont habités régulièrement par des *Connodontus*, peut-être aussi par le *Xenopygidia Raignieri* Jeann.

(*Batrisini Oropygidina*), et dans le sud de l'Angola par le *Machadoites termitophilus* Jeann. (*Tmesiphorini*), espèce certainement très spécialisée et de très grande taille.

A ces seules indications de provenance précises, il faut ajouter encore la série d'espèces que M. de BARROS MACHADO a recueilli près de Dundo, dans un tronc d'arbre mort et décomposé, percé de galeries de Passalides et de trois espèces de Termites : *Schedorhinotermes putorius*, *Microtermes* sp. et *Trinervitermes* sp. Ces trois Termites se trouvant mêlés dans le même biotope, il n'a pas été possible de dire auquel d'entre eux les Psélaphides étaient inféodés. Sur les 13 espèces recueillies, on peut noter comme vraisemblablement termitophiles, deux *Ogmozerodes* de grande taille (*Goniacerini*) et plusieurs *Trabisini* des genres *Camptomites*, *Trabisostenus* et *Probatrisus*.

Les renseignements écologiques sont un peu plus précis en ce qui concerne les *Pselaphitae* myrmécophiles. La plupart recherchent la société des Fourmis voyageuses, soit de *Anomma nigricans* (Dorylite) soit des Ponerites. Mais il doit exister sans doute aussi des Psélaphites vivant avec



Fig. 23. — *Batrisiotes clavigeroides* Jeann., du nord-est de l'Angola ($\times 20$) (*Batrisini*).
Seule espèce de Psélaphite portant des trichomes (Fourmi-hôte inconnue).

des Myrmicites, c'est-à-dire avec des Fourmis pratiquant la trophobie, car le *Batrisiotes clavigeroides* Jeann. (*Batrisini*), découvert par M. de BARROS MACHADO, à Dundo, est pourvu de trichomes semblables à ceux des Clavigériles et doit vraisemblablement être un symphile. Mais sa Fourmi-hôte est malheureusement inconnue.

Un petit groupe aberrant de *Batrisini*, les deux genres *Conopygidia* Jeann. et *Conuridius* Jeann., est étroitement inféodé aux *Odontomachus*, ou Fourmis-tac, qui vivent sous les pierres, en colonies peu peuplées. D'autre part, les espèces de genres de la même tribu, *Xenobatrisus* Jeann.

(*Oropygidina*) et *Trabisolus* Jeann. (*Trabisina*), pullulent dans les nids souterrains de *Myrmecaria natalensis*, aussi bien dans le Cameroun qu'aux environs de Stanleyville. Ce sont ici des myrmécophiles très spécialisés, qui doivent se reproduire dans les nids souterrains des *Myrmecaria* et accompagnent ceux-ci dans leurs déplacements en colonnes pour les razi-zins.

Ces myrmécophiles écobies, mis à part, et en dehors de quelques cas de myrmécophilie constatée, comme celui de *l'Epicaris ventralis* Rattr. (*Glenistini*) avec *l'Euponera senaarensis*, ou du *Tmesiphorus myrmecophilus* Jeann. avec le *Melaponera foelens*, tous les Psélaphites observés en compagnie de Fourmis voyageuses ont été rencontrés dans les enlignes des *Anomma* ou des *Myrmecaria*. Tous sont de type morphologique « non modifié », ni mimétique, ni protégé. Ils entrent dans la catégorie que R. PAULIAN a appelée celle des « suivants », qui cheminent dans les colonnes où ils sont simplement tolérés, sans qu'aucun rapport direct n'apparaisse entre les Fourmis et eux.

Ce sont même toujours des suivants très peu nombreux, par comparaison à la foule immense de Staphylinites de cette catégorie qui encombre la queue des colonnes. Leur présence au milieu des Fourmis ne paraît être déterminée que par un tropisme particulier qui leur fait embolier le pas dans les colonnes en marche. Les mêmes *Xenobatrissus myrmecariae* Wasu., et *Oropygidella Buryroni* Jeann. ont été capturés aussi bien dans les colonnes du *Myrmecaria natalensis* que dans celles de *l'Anomma nigricans*. Il semble donc que ce ne soit pas tant une attirance pour une espèce déterminée de Fourmis qui détermine leur comportement. Le phénomène biologique constitué par la formation de colonnes en marche paraît jouer le rôle essentiel. Divers *Batrissini*, et même parfois des *Bryaxini*, comme le *Trisenus Burgeoni* Jeann., ont aussi été pris parfois dans les queues de colonnes des *Anomma* ; ils suivent la foule peut-être par simple instinct d'imitation, sans égard pour l'espèce de Fourmis qu'ils accompagnent.

Pour terminer cet exposé de nos connaissances sur les Psélaphides xénophiles de l'Afrique intertropicale, il reste à dire quelques mots des phaléophiles.

La faune des terriers souterrains des Mammifères n'a guère été étudiée en Afrique. Et pourtant, l'extraordinaire abondance de commensaux que P. A. CHAPPUIS et moi-même, nous avons découverts dans les nids souterrains des Rats-Taupes (*Tarhyryctes splendens* Rüpp.) sur les pentes de l'Elgun, fait prévoir que des recherches similaires dans toute l'Afrique réserveront de belles surprises. Les Terriers des Orycléropes, ceux des nombreux Rongeurs mériteraient d'être explorés.

Les terriers des Rats-Taupes ont fourni une multitude de commensaux, Ténébrionides, Clavicornes, Staphylinites, Scydménides et autres, qui pullulent dans le nid de l'hôte à tous les stades de leur développement. Avec eux se sont trouvés des *Batrissini* : *Clithrinus elaphoides* J. et P. et G.

elgouensis J. et P. Le premier abondait à toutes les altitudes, depuis la forêt inférieure jusqu'à 3.500 m. dans l'*ericetum*. Seuls de tous les commensaux rencontrés, ces *Clithrius* n'ont été recueillis qu'à l'état d'imago. D'autres espèces du même genre ont été prises à la lumière dans l'Afrique orientale. Sont-elles aussi pholéophiles ?

En Côte d'Ivoire, stimulé sans doute par le succès de nos recherches dans les terriers des Rats-Taupes de l'Elgon, R. PAULIAN a exploré ceux du Rat géant, *Cricetomys gambianus*, bien connu pour héberger dans sa fourrure des *Hemimys* parasites. Les terriers lui ont fourni un autre Psélaphide commensal, l'*Exaltus pholeophilus* Jeann., appartenant à un genre très voisin de *Clithrius*.

Cette découverte encourageante fait espérer que bien d'autres *Batrachium* pholéophiles seront découverts dans l'Afrique intertropicale.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Tous les Psélaphides connus de l'Afrique intertropicale relèvent de lignées gondwaniennes qui peuplaient l'Inabrsésie pendant l'ère Secondaire.

Le fonds principal de cette faune est formé de lignées primitivement steppiques, qui s'étaient individualisées en divers points de l'Inabrsésie, avant que l'Afrique ait acquis sa configuration géographique actuelle qui date de la fin du Crétacé.

La faune actuelle a conservé un certain nombre de lignées africano-brésiliennes. Les genres africains de ces lignées se sont dispersés sur toute l'Afrique intertropicale, atteignant souvent la région Orientale, et passant parfois à Madagascar (*Pyxidicerius*, *Arhytodiini*), au Montien. Aucune lignée africano-brésilienne n'a concouru au peuplement de la région méditerranéenne.

Bien plus nombreuses sont les lignées gondwaniennes orientales, qui ont surtout peuplé l'Afrique orientale, mais se sont aussi dispersées sur toute l'Afrique chaude. Certaines sont très anciennes, préjurassiques ; d'autres sont plus récentes, datant du Crétacé, originaires sans doute du vieux massif malais. Quelle que soit leur nouveauté, ces lignées gondwaniennes orientales ont peuplé l'Afrique du Nord et franchi la Méditerranée orientale au Montien. Celles des Psélaphites apportent des indications précises sur leur propagation dans la zone paléarctique et l'Amérique du Nord, à la faveur du climat chaud qui régnait sur le nord de l'Europe pendant le début du Tertiaire.

Un troisième groupe de lignées, celles-ci très peu nombreuses, proviennent de l'Afrique australe. Leur propagation dans la zone tropicale n'a pu se faire que sous le climat rafraîchi du Pliocène et du Quaternaire. Quelques espèces survivent sous le climat actuel dans des stations de refuge.

Les lignées africano-brésiennes et gondwaniennes orientales ont été d'abord largement étendues sur toute l'Afrique intertropicale, couverte de savanes pendant la première partie du Tertiaire. L'extension de la grande forêt équatoriale les a refoutées pendant le Pliocène ; mais des espèces se sont adaptées au régime forestier. Des genres entiers sont devenus silvatiques et cette évolution s'est produite aussi bien chez des lignées africano-brésiliennes (*Eleodimerus*) que chez des lignées gondwaniennes orientales (*Adiastuhis*, *Exechophyes*). Il n'est pas impossible que ces Psélaphides d'origine steppique se soient maintenus dans les biotopes aériens de la voûte de la forêt, dont la faune est une prolongation de celle des clairières.

D'autre part, les biotopes du sol de la grande forêt équatoriale actuelle abritent des groupes aptères qui sont sans doute des restes de la faune silvatique qui vivait plus au nord pendant le Tertiaire. (*Cyathigerini*, *Machadoini*). Ces biotopes ont été de plus peuplés par des immigrants récents, aillés, venus de la Malaisie au Pliocène (*Hybocephalini*).

Si les Psélaphides tropicaux n'ont guère colonisé les cavernes, on a vu, par contre, que des groupes anciens se sont enfoncés dans le domaine endogé, et cela surtout dans les galeries forestières qui sont des résidus de l'ancienne grande forêt du Pliocène.

Nombreux sont les Psélaphides qui ont trouvé un abri dans les termitières et les fourmillières. Les Clavigériles tropicaux sont des myrmécophiles relativement primitifs. Des genres de Psélaphites, surtout du groupe des *Batrisini*, sont devenus des termitophiles ou des myrmécophiles spécialisés, mais beaucoup d'espèces semblent attirées surtout par les colonnes des Fourmis voyageuses, dont le déplacement bien plus que la nature des Fourmis paraît déterminer leur comportement.

Enfin, les quelques *Batrisini* connus comme commensaux de Mammifères dans leurs nids souterrains font prévoir que la faune des terriers, lorsqu'elle sera plus largement explorée en Afrique, se montrera peut-être assez riches en Psélaphides pholéophiles.

